



Estación Biológica de Doñana (C.S.I.C.)
Dpto. Biología de la Conservación

Facultad de Ciencias
Dpto. Ecología

TESIS DOCTORAL

Historia Natural de la Rata de Agua (*Arvicola sapidus*) en Doñana

Memoria presentada por

Jacinto Román Sancho

Para optar al título de Doctor en Ciencias

VºBº de los directores

Dr. Miguel Delibes de Castro

Dr. Eloy Revilla Sánchez

VºBº del tutor

Dr. Francisco Suárez Cardona

Contenidos

1. Introducción.....	- 1 -
1.1. INTRODUCCIÓN.....	- 3 -
Historia Natural.....	- 3 -
...de la Rata de Agua.....	- 4 -
...en Doñana.....	- 5 -
1.2. ESTRUCTURA Y OBJETIVOS.....	- 7 -
1.3. LA ESPECIE: ARVICOLA SAPIDUS MILLER, 1908.....	- 11 -
Origen.....	- 11 -
Descripción y características.....	- 11 -
Distribución.....	- 14 -
2. Área de Estudio.....	- 15 -
2.1. ÁREA DE ESTUDIO.....	- 17 -
2.1.1. SITUACIÓN.....	- 17 -
2.1.2. CLIMA.....	- 17 -
2.1.3. HISTORIA GEOMORFOLÓGICA.....	- 19 -
2.1.4. VEGETACIÓN Y PRINCIPALES ECOSISTEMAS.....	- 22 -
2.1.5. DELIMITACIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO: DISTRIBUCIÓN DE LA RATA DE AGUA EN DONANA.....	- 23 -
2.1.6. LAGUNAS DE TRAMPEO ESTACIONAL.....	- 25 -
2.1.7. PARCELA PARA EL ESTUDIO DE LA DISPERSIÓN.....	- 26 -
3. Material y Métodos.....	- 29 -
3.1. EVALUACIÓN DE LOS MÉTODOS DE ESTUDIO.....	- 31 -
3.1.1. INTRODUCCIÓN.....	- 31 -
3.1.2. TRAMPEO.....	- 31 -
3.1.2.1. DISEÑO DE LA TRAMPA.....	- 32 -
Sherman LFA vs. nueva trampa.....	- 32 -
3.1.2.2. SITUACIÓN DE LAS TRAMPAS.....	- 32 -
3.1.2.3. ELECCIÓN DEL CEBO.....	- 34 -
3.1.2.4. PRECEBADO.....	- 35 -
3.1.2.5. HABITUACIÓN AL CEBO.....	- 35 -
3.1.2.6. REDUCCIÓN DE SESGOS EN LAS CAPTURAS.....	- 37 -
3.1.2.7. PRECISIÓN DE LAS COORDENADAS.....	- 38 -
3.1.2.8. ASUNCIONES DEL ESTUDIO DE CAPTURA-RECAPTURA.....	- 38 -
3.1.3. ANESTESIA.....	- 40 -
3.1.3.1. EVOLUCIÓN DE LA ANESTESIA.....	- 41 -



3.1.3.2. EFECTO DE LA ANESTESIA EN LA SUPERVIVENCIA DE LOS ANIMALES.....	42 -
3.1.4. ASIGNACIÓN DE EDAD RELATIVA A LAS RATAS DE AGUA DE DOÑANA	42 -
3.1.4.1. CRITERIOS DE EDAD RELATIVA	43 -
3.1.4.2.- ASIGNACIÓN DE EDAD RELATIVA EN FUNCIÓN DEL PESO	44 -
3.2. PROTOCOLOS DE ESTUDIO.....	47 -
3.2.1. PROTOCOLO DE TRAMPEO.....	47 -
3.2.2. MANIPULACIÓN	49 -
3.2.2.1. FICHAS Y TOMA DE DATOS EN EL CAMPO	49 -
3.2.2.2. FICHAS Y TOMA DE DATOS EN EL LABORATORIO	50 -
3.2.2.3. PROTOCOLO DE ANESTESIA.....	53 -
4. Alimentación.....	55 -
4.1. LA ALIMENTACIÓN DE LA RATA DE AGUA EN DOÑANA	57 -
4.1.1. INTRODUCCIÓN	57 -
4.1.2. MATERIAL Y MÉTODOS	58 -
4.1.3. RESULTADOS	59 -
4.1.4. DISCUSIÓN.....	61 -
5. Hábitat	65 -
5.1. EL HÁBITAT DE LA RATA DE AGUA EN DOÑANA	67 -
5.1.1. INTRODUCCIÓN	67 -
5.1.2. MATERIAL Y MÉTODOS.....	68 -
5.1.3. RESULTADOS	71 -
5.1.4. DISCUSIÓN.....	73 -
Identificación de parches de hábitat potencial	73 -
Efecto del alimento dentro del parche	74 -
Efecto de la estructura de la vegetación.....	74 -
El hábitat a nivel de individuo.....	76 -
Escapar de la depredación	77 -
5.2. EL EFECTO DE LA PÉRDIDA DE CALIDAD DE HÁBITAT SOBRE LAS RATAS DE AGUA EN DOÑANA ...	81 -
5.2.1. INTRODUCCIÓN	81 -
5.2.2. ESTUDIO DE CASOS	83 -
Caso 1: Efecto de la carga ganadera diferencial en la vera sobre las ratas de agua	83 -
Caso 2: Efecto de la introducción de ganado	86 -
Caso 3: Efecto de la apertura de un abrevadero para el ganado.....	87 -
Caso 4: Efecto de la actividad de los jabalíes.....	88 -
5.2.3. DISCUSIÓN.....	89 -
El efecto del Ganado	89 -
El efecto de los jabalíes	89 -
El efecto del pastoreo en Doñana sobre las ratas de agua.....	90 -
Los “experimentos naturales” confirman las inferencias de los modelos de hábitat	91 -
6. Reproducción	93 -
6.1. PARÁMETROS REPRODUCTIVOS	95 -
6.1.1. INTRODUCCIÓN	95 -



6.1.2. MATERIAL Y MÉTODOS.....	- 95 -
6.1.3. RESULTADOS	- 98 -
6.1.4. DISCUSIÓN	- 102 -
Fenología reproductora	- 103 -
Edad de la primera reproducción.....	- 104 -
Probabilidad de reproducción.....	- 105 -
Número de camadas	- 106 -
Número de crías por camada.....	- 106 -
Ubicación de los nidos	- 107 -
Supervivencia de las crías	- 107 -
Reproducirse en ambientes impredecibles.....	- 108 -
6.2. APUNTES SOBRE LA ORGANIZACIÓN SOCIAL.....	- 109 -
6.2.1. INTRODUCCIÓN	- 109 -
6.2.2. MATERIAL Y MÉTODOS.....	- 109 -
6.2.3.- RESULTADOS	- 111 -
6.2.4.- DISCUSIÓN	- 113 -
Área de Campeo	- 113 -
Comportamiento Agonístico	- 113 -
OSR	- 113 -
Sistema de apareamiento	- 114 -
7. Tamaño y Crecimiento	- 115 -
7.1. TAMAÑO DE LAS RATAS DE AGUA DE DOÑANA	- 117 -
7.1.1. INTRODUCCIÓN	- 117 -
7.1.2. MATERIAL Y MÉTODOS.....	- 118 -
7.1.3. RESULTADOS	- 119 -
7.1.4.- DISCUSIÓN	- 122 -
El efecto de la latitud: regla de Bergman	- 122 -
¿Falta de alimento?.....	- 122 -
Adaptación a las particulares condiciones de Doñana	- 123 -
7.2. CRECIMIENTO Y CAMBIOS EN EL PESO	- 125 -
7.2.1. INTRODUCCIÓN	- 125 -
7.2.2. MÉTODOS.....	- 126 -
Ajuste de la Curva de Crecimiento.....	- 126 -
Efecto de la edad, el sexo y la época del año en la tasa de cambio en peso	- 128 -
7.2.3. RESULTADOS	- 129 -
Curva de Crecimiento.....	- 129 -
Asignación de edad absoluta	- 130 -
Efecto de la edad, el sexo y la época del año en la variación de peso	- 131 -
7.2.4. DISCUSIÓN	- 132 -
8. Supervivencia.....	- 135 -
8.1. ¿QUIÉN DEPREDABA SOBRE LAS RATAS DE AGUA?	- 137 -
8.1.1.- INTRODUCCIÓN	- 137 -
8.1.2.- MATERIAL Y MÉTODOS	- 138 -
8.1.3.- RESULTADOS	- 139 -
8.1.4.- DISCUSIÓN	- 142 -



Componente taxonómico de la depredación.....	142 -
Características de los depredadores.....	144 -
La rata de agua se defiende	146 -
8.2. VARIACIÓN EN LAS TASAS DE SUPERVIVENCIA EN FUNCIÓN DEL SEXO, LA EDAD Y LA ÉPOCA DEL AÑO	149 -
8.2.1. INTRODUCCIÓN	149 -
8.2.2. MATERIAL Y MÉTODOS.....	152 -
8.2.3.- RESULTADOS	154 -
8.2.4.- DISCUSIÓN.....	156 -
La supervivencia en los jóvenes	157 -
La supervivencia en los adultos grandes.....	157 -
La supervivencia en las edades intermedias	158 -
Esperanza de vida.....	159 -
9. Dispersión.....	161 -
9.1. PATRONES DE DISPERSIÓN DE LAS RATAS DE AGUA EN DOÑANA.....	163 -
9.1.1. INTRODUCCIÓN	163 -
9.1.2. MATERIAL Y MÉTODOS	164 -
9.1.3. RESULTADOS	165 -
Probabilidad de dispersión en función de la época del año	165 -
Probabilidad de dispersión en función del peso.....	166 -
Éxito de la dispersión.....	167 -
Distancia y rumbo de dispersión	169 -
9.1.4. DISCUSIÓN.....	170 -
Sesgos potenciales al estimar la probabilidad de dispersión	171 -
Fenología de la dispersión.....	171 -
Tamaño y edad de dispersión natal.....	172 -
Frecuencia de dispersión.....	173 -
No se desplazan frente a cambios en las condiciones del hábitat	173 -
La formación de nuevas colonias	174 -
Epílogo	176 -
Bibliografía.....	178 -



1

Introducción

Arvicola sapidus, sp. n.

Type.—Adult female (skin and skull). Collected at Santo Domingo de Silos, Province of Burgos, Spain, October 7, 1906, by G. S. Miller. Original number 7216.

Characters.—Size large, as in the British *Arvicola amphibius* (hind foot 33 to 37 mm.; condylo-basal length of skull in adults 42 to 44.4 mm.), but skull with nasals very broad, the greatest breadth of both together nearly equal to anterior rostral breadth, and colour, as in the small Italian *A. musignani*, conspicuously buffy (upperparts between ochraceous-buff and clay-colour often tinged with russet, strongly "lined" with black along middle of back, nearly clear on sides; underparts light ochraceous-buff clouded by the grey (Ridgway no. 6) under colour; feet drab-grey; tail brownish, lighter below than above).

Measurements.—Type. Head and body 187 mm.; tail 123; hind foot 34; ear from meatus 18. Skull: condylo-basal length 42 (44.4)*; zygomatic breadth 23.4 (25); inter-orbital constriction 4.4 (4.4); occipital breadth 17 (18.6); occipital depth (median) 11 (13); nasal 11.6 (13); diastema 13.4 (14.8); mandible 28 (29.4); maxillary tooth-row 10.6 (10.8); mandibular tooth-row 10.8 (11).

* Measurements in parentheses are those of the largest skull examined (♂, Barracas, Province of Castellon, Spain, March 10, 1907, Norberto Gonzalez. Original number 134).

Specimens examined.—One hundred and nine from the following localities in Spain:—La Coruña, Coruña, 2; Pájaros, Leon, 6; Arrechavaleta, Vitoria, 1; Santo Domingo de Silos, Burgos, 20; Jaca, Huesca, 6; Panticosa, Huesca, 25; Lerida, Lerida, 13; Barracas, Castellon, 12; Silla, Valencia, 1; Villalba, Madrid, 2; Bejar, Salamanca, 1; Seville, Seville, 6; Coria del Rio, Southern Spain, 2; near Tarifa, Gibraltar, 1; Venta de Baul (between Guadix and Baza), Granada, 1.

Remarks.—The Iberian water-rat is well differentiated from its allies by the combination of large size, buffy coloration, and broad nasal bones. In two fully adult topotypes of *Arvicola musignani* the skull is much smaller, length from front of nasal to back of interparietal 32 and 34 mm. as compared with 37 and 40.4 mm. in the type of *sapidus* and the large male from Barracas. While the size of *Arvicola amphibius* is about equal to that of the Spanish animal, the British form shows no tendency toward buffy coloration, and the nasal bones are very narrow, their greatest combined breadth noticeably less than anterior rostral breadth.

Descripción de *Arvicola sapidus* (Miller, G.S. 1908. Eighteen new European Voles. *Annals and Magazine of Natural History*, 1: 194-208)

1.1

Introducción

Historia Natural...

“La Historia Natural es el estudio científico de las plantas y animales en sus ambientes naturales. Se preocupa por los niveles de organización desde el organismo individual al ecosistema y hace hincapié en la identificación, historia vital, distribución, abundancia y relaciones interespecíficas. A menudo y de manera apropiada incluye un componente estético” (traducción del original en inglés) (Herman 2002). Esta definición reciente de Historia Natural, aparte de resultar bastante completa, es muy concordante con el esquema y objetivos de esta tesis. La Historia Natural como materia de estudio ha perdido interés entre los investigadores, quedando aparentemente relegada más a naturalistas y científicos no profesionales (Dayton 2003, Schmidly 2005). No obstante, este destierro no pasa en muchos casos de ser más que un simple cambio gramatical, habiéndose visto desplazada con el tiempo por otros términos (Mayr 1998). De hecho, esta tesis bien hubiera podido titularse Biología de la Rata de Agua en Doñana, o Ecología o Bionomía, pues resulta complicado establecer los límites entre ellas. Un principio de prioridad en la nomenclatura y unas raíces personales naturalistas me hicieron decantarme por el título que ostenta.

Independientemente del título de la tesis, y pensando en la protección de las especies, en los últimos años ha existido un alejamiento entre la gestión de la vida silvestre y los estudios sobre historia natural (Herman 2002, Dayton 2003). No obstante, y aunque en muchos casos no podemos esperar a conocer todos los aspectos sobre la biología de una especie para poder diseñar planes de conservación (Caughey y Gunn 1996, Primack 2006), estos serán más acertados cuanto mayor sea el conocimiento sobre la especie, siendo necesario retroalimentar esos conocimientos con el objeto de revisar y mejorar permanentemente los planes de conservación (Sutherland 2000, Primack 2006). Un ejemplo claro de la necesidad de este tipo de estudios para la conservación de las especies



es el caso de la rata de agua en Doñana. Cuando empezamos a trabajar con la especie tan solo se conocía que era escasa en la comarca y se encontraba ausente de la marisma (Valverde 1960, 1967). Con el tiempo fuimos preguntando sobre la rata de agua a personas interesadas y en muchos casos responsables de la gestión de las especies y los espacios en Doñana. Si antes de la elaboración de este estudio hubiese resultado necesario desarrollar un plan de gestión de la especie en Doñana, este hubiera pasado sin duda por la construcción de lagunas artificiales de aguas permanentes. Aparte del impacto en los ecosistemas que suponen este tipo de balsas en la comarca, al convertirse en reservorios de especies alóctonas, son lugares habitualmente frecuentados por *Rattus norvegicus*, lo que hipotecaría nuestro plan de recuperación y, en el caso de ser exitosos, estaríamos eliminando una de las singularidades de las ratas de agua de Doñana, que es su capacidad de sobrevivir en ambientes que se secan.

...de la Rata de Agua...

Los roedores han sido uno de los grupos de mayor éxito evolutivo entre los mamíferos. Dentro de este orden, una de las subfamilias más recientes es la de los arvicolinos. Los primeros arvicolinos aparecen entre el Mioceno final y el Plioceno medio, hace aproximadamente 5-6 m.a., y se diversifican hasta alcanzar unos 42 géneros diferentes (Gromov y Polyakov 1992, Chaline et al. 1999). Todas las especies de arvicolinos se encuentran situadas en el hemisferio norte. Sobresalen por su capacidad de procesar la hierba con mayor eficiencia que otros roedores. Esta eficiencia resulta trascendente y su éxito evolutivo se ha reflejado en la gran radiación que han tenido en los últimos crones. Tal radiación, sin embargo, ha tenido escaso reflejo en la morfología externa de los animales, pues todos mantienen un patrón común (de color pardo con cuerpos rechonchos y con orejas, cola y extremidades cortos), siendo preciso en muchas ocasiones recurrir a pequeñas variaciones en la estructura de la dentición para su correcta determinación, y existiendo incluso especies morfológicamente idénticas, pero genéticamente bien diferenciadas (Belfiore et al. 2003, Triant y DeWoody 2006). Contrastando con esta uniformidad morfológica son altamente variables entre especies y poblaciones en sus particularidades ecológicas: presentan una gran diversidad de sistemas sociales, frente a situaciones favorables se pueden reproducir a edades muy tempranas (incluso juveniles), algunas especies tienen la capacidad de generar plagas (cíclicas o no) y se encuentran especies en un elevado gradiente ambiental, con la sola condición de que



exista hierba suficiente para alimentarse (Tamarin 1985, Gromov y Polyakov 1992). Esta última limitación hace que la mayor diversidad de especies se encuentre ligada a espacios abiertos en climas eurosiberianos o de tundra, que son lugares en los que la hierba tiende a crecer abundantemente (al menos en ciertos periodos del año).

En los ambientes mediterráneos la hierba es un recurso estacional y localizado, y sólo un reducido número de especies de arvicolinos ha sido capaz de vivir en ellos, mediante adaptaciones a situaciones concretas. Se trata de especies de hábitos subterráneos, que son capaces de alimentarse de bulbos y raíces (sería el caso del topillo mediterráneo *Microtus duodecimcostatus*), en parches discretos de hábitat donde la hierba es capaz de crecer en mayor abundancia debido a la cercanía del freático (sería el caso del topillo de Cabrera *Microtus cabreræ*) o ligadas a la presencia de agua constante, que asegura la productividad de hierba (el caso de la rata de agua *Arvicola sapidus*).

...en Doñana

Cuando empezamos a trabajar con la rata de agua en Doñana nos encontramos con una situación peculiar: en Doñana las ratas de agua parecían sobrevivir en parches discretos de hábitat que se secaban e incluso se mantenían sin agua a lo largo de varios años (Fedriani et al. 2002). Esto resultaba contradictorio con lo conocido hasta la fecha sobre la especie y recordaba más al sistema del topillo de Cabrera (Pita et al. 2007). Paralelamente, el reducido tamaño de las colonias localizadas en situaciones muy concretas de hábitat, embebidas en una matriz claramente hostil para cualquier arvicolino no subterráneo, apuntaba a que la especie ocupaba el espacio en un sistema de metapoblación natural. Con ello y tomando como base la cartografía de lagunas del Parque Natural y del Nacional se llevó a cabo un estudio preliminar que nos permitiera conocer si realmente nuestras sospechas sobre el sistema metapoblacional de las ratas de agua eran ciertas o no. Ese estudio (Fedriani et al. 2002) confirmó que la distribución en el espacio de las colonias de ratas de agua cumplía los requisitos para considerarlas una metapoblación. Además, se recogieron algunos valores preliminares de características del hábitat que nos sirvieron para orientar las investigaciones posteriores.

Existe un desconocimiento elevado sobre la biología de la especie por lo que desde un principio se consideró conveniente el estudio de la historia natural de la rata de agua.



Esta tesis pretende cubrir parte de este hueco, intentando además conocer si la peculiar situación de las ratas de agua de Doñana se refleja en cambios en su biología.



1.2

ESTRUTURA Y OBJETIVOS

Hemos estructurado esta tesis en un formato intermedio entre las tesis más clásicas, que mantienen un guión común a lo largo de todo el estudio, y las más modernas, que están constituidas por un conjunto de artículos más o menos relacionados. De hecho, nuestra tesis presenta, después del capítulo de introducción, otro para el área de estudio y un tercero sobre material y métodos, poco habituales en las tesis modernas. A partir de ahí los demás capítulos pretenden seguir el guión común clásico, pero estructurando estos capítulos con los epígrafes habituales de los artículos científicos: Introducción, Material y Métodos, Resultados y Discusión. Pensamos que esta estructura facilita la lectura de la tesis.

El estudio en el campo se abordó aplicando una metodología de captura-recaptura. No obstante al inicio del estudio nos encontramos con que no éramos capaces de capturar las ratas de agua con los métodos de que disponíamos. Por ello procedimos al diseño de una nueva trampa y un protocolo de muestreo, que fueron evaluados y que se detallan en el **Capítulo 3.1**. El método aplicado finalmente se describe en el **Capítulo 3.2**.

Vista la especialización trófica de los arvicolinos se ha estudiado inicialmente la dieta de la rata de agua en Doñana. Para ello hemos analizado estacionalmente muestras de heces, determinando histológicamente las familias a las que pertenecían las plantas ingeridas. Los resultados del análisis de la dieta se detallan en el **Capítulo 4**, comparándolos con los publicados en otros estudios.

La siguiente pregunta que nos planteamos fue ¿cómo son los lugares en los que viven las ratas de agua de Doñana? El estudio del hábitat de la rata de agua se detalla en el **Capítulo 5.1**. Hemos realizado una aproximación secuencial, reduciendo la escala (del paisaje al individuo). En primer lugar, hemos definido “parche” y por complementariedad “matriz”. En un segundo nivel hemos visto si la colonia ocupa todo el parche o los individuos seleccionan unas zonas con respecto a otras, centrándonos en los principales condicionantes de la presencia de arvicolinos: el alimento y el refugio. Las características



de los lugares ocupados por la rata dentro del parche nos informarán sobre la calidad del parche y la capacidad para ser ocupado. También hemos intentado ver la constancia temporal de esta selección y por último si existen diferencias en la selección de hábitat por distintos tipos de individuos en función de su dominancia.

La realización de seguimientos de fauna en el campo da lugar, en ocasiones, a situaciones que nos sirven para confirmar o desmentir los resultados previamente inferidos a partir de estudios observacionales. Es lo que podríamos definir como experimentos naturales. En el **Capítulo 5.2** se describen cuatro distintas situaciones en las que se ha seguido la respuesta de las ratas de agua a alteraciones circunstanciales en los parches, lo que nos ha servido como experimentos para testar los resultados de los modelos de hábitat.

En el **Capítulo 6.1** se analizan los parámetros reproductivos de la especie: cuándo crían, dónde crían, cuánto crían, a qué edad, qué probabilidad tienen de reproducirse, qué factores están afectando a la reproducción o a su éxito, etc., incidiendo especialmente en el efecto que la variabilidad ambiental puede tener en la reproducción de las ratas de agua. En el **Capítulo 6.2** aportamos una serie de apuntes sobre la estructura social de las colonias.

Saber si las ratas de agua de Doñana son morfológicamente iguales que las de otras poblaciones, resulta importante de cara a hacer inferencias sobre las razones de que subsistan en un hábitat tan peculiar. Como la morfología (principalmente biometría) es uno de los caracteres mejor conocidos de la especie en otras zonas, hemos comparado en el **Capítulo 7.1** los valores somatométricos de la especie para diversas medidas y edades con los de animales del Delta del Ebro y del sur de Navarra.

En el **Capítulo 7.2** estudiamos los patrones de crecimiento de la rata de agua en Doñana. Establecemos la curva de crecimiento, que nos será útil por ejemplo para estimar en vivo la edad de los animales, e intentamos ver si existen alteraciones en el crecimiento causadas por las particulares condiciones ambientales en las que viven. También analizamos los cambios en el peso de los animales adultos, para ver si existen situaciones de estrés ambiental que provoquen pérdidas de peso, complementarias a los cambios en otros parámetros biológicos.



En el **Capítulo 8.1**, se estudia la mortalidad debida a depredación, analizando el potencial efecto de los depredadores, así como la tipología de los depredadores que se encuentran en Doñana. Por su parte, en el **Capítulo 8.2** se describen las tasas de supervivencia, intentando inferir si las supervivencias encontradas son efecto de la diferente mortalidad o dispersión que se observa entre sexos, edades o épocas del año, y qué reflejo tienen en la estructura social de las colonias.

En el **Capítulo 9** se analizan los patrones de dispersión. Para ello se eligió una parcela de estudio en la que se capturaron de forma habitual animales en todos los parches ocupados por la especie. Con ello se pretende conocer quién se dispersa (diferencias entre sexos y edades), cuánto se dispersan, cuándo se dispersan, si existe direccionalidad en la dispersión, cual es el éxito de la dispersión, si varía entre épocas del año, si existe dispersión natal y reproductiva o sólo una de ellas, etc.

La tesis se cierra con un **Epílogo** en el que pretendemos reunir una visión global sobre la especie en la comarca, así como plantearnos las posibilidades de estudios futuros.



1.3

La especie: *Arvicola sapidus* Miller, 1908

Se encuentra ampliamente aceptado que en el paleártico están representadas dos especies de ratas de agua: *Arvicola sapidus* Miller 1908 y *Arvicola terrestris* L. 1758. Ambas son aparentemente muy similares pero presentan importantes diferencias morfológicas (Heim de Balsac y Guislain 1955, Corbet et al. 1970, Ventura y Sans-Fuentes 1997), genéticas (Díaz de la Guardia y Pretel 1979, Taberlet et al. 1998) y bioquímicas (Graf y Scholl 1975, Graf 1982).

Origen

Los datos paleontológicos sugieren fuertemente que el género *Arvicola* descende del género *Mimomys* (Chaline y Laurin 1986). La transición de *Mimomys savini* a *Arvicola cantiana* (el antecesor de las actuales ratas de agua) implica la desaparición de las raíces de los molares por adquisición del crecimiento continuo de los mismos, una mayor altura de la corona dental y un incremento del tamaño corporal (*Mimomys* es del tamaño de un *Microtus arvalis*) (Heim de Balsac y Guislain 1955, Chaline 1974, Chaline et al. 1999). Esta transición ocurre probablemente entre el Cromerian III y IV, hace entre 0,6 y 0,5 m.a. (Chaline y Graf 1988). La separación entre *Arvicola terrestris* y *Arvicola sapidus* parece producirse en el pleistoceno medio, estando perfectamente diferenciadas en el pleistoceno superior (Chaline y Graf 1988, Abbassi et al. 1998). Las poblaciones que se refugiaron en la Península Ibérica durante los máximos glaciales dieron lugar a *Arvicola sapidus* (Taberlet et al. 1998, Hewitt 2000).

Descripción y características

La rata de agua ibérica es un roedor de tamaño medio (hasta 233 mm de longitud cabeza-cuerpo y 327 g de peso corporal; Ventura 2004). La longitud de la cola es siempre superior a la mitad de la longitud de la cabeza-cuerpo.





FIGURA 1.1. Aspecto general de una rata de agua de Doñana, en tierra en la parte superior y nadando en el agua en la inferior.

El dimorfismo sexual no es muy evidente, teniendo que recurrir a la observación de los órganos sexuales para la correcta determinación del sexo. El pelaje es espeso y medianamente largo, cubriendo sólo a medias las orejas, y corto y escaso en los pies y la cola. Las partes superiores son de color pardo amarillento a pardo oscuro, siempre con bastante mezcla de negro en el dorso y parte superior de la cabeza. El vientre es de color



ante-ocráceo, con matices grises al verse un poco la base de los pelos, que es de este color. El cráneo es grande, muy aplanado por arriba y de aspecto rectangular, con los incisivos superiores ortognatos y los nasales ensanchados en la parte anterior (Miller 1908, Cabrera 1914, Corbet et al. 1970, Ventura 2004). La serie molar es 1.0.0.3/1.0.0.3, presentando un gran diastema. Los molares son hipsodontos y arrizodontos, es decir tienen una corona alta y una ausencia de raíces ligada al crecimiento continuo de los mismos, manteniendo un diseño ancestral dentro del grupo de los arvicolinos (Chaline y Laurin 1986, Ruiz-Bustos 1999, Ruiz-Bustos y Cantal 1999). En los animales juveniles la coloración general es más oscura y con una densidad de pelos menor que en las edades adultas (Garde y Escala 2001).

Presentan glándulas sebáceas situadas sobre ambos flancos en la región lumbar (Garde y Escala 1993-1994). Estas tienen forma ovalada y sus dimensiones en los ejemplares adultos son aproximadamente de 12 mm x 7 mm. Sus secreciones son de naturaleza lipídica (Stoddart et al. 1975). La secreción es liberada al frotar y descamar la glándula con la pata posterior, pudiendo el animal dar vueltas posteriormente sobre sí mismo impregnando el suelo y las paredes de la galería (Stoddart et al. 1975). Su tamaño fluctúa con el periodo reproductor y se ha relacionado con funciones de atracción de pareja, demarcación territorial, organización social o reconocimiento individual (Stoddart et al. 1975).

Aunque habitualmente se menciona que las hembras tienen sólo 6 mamas (Gosàlbez 1987, Ventura 2002, 2004) hemos comprobado que todas presentan 8 (4 pectorales y 4 inguinales) tanto en las hembras capturadas en Doñana como en las capturadas por nosotros en Castellón.

Dentro de las distintas especies y subespecies de *Arvicola*, dos presentan hábitos subterráneos y el resto son de costumbres acuáticas. No obstante, la mayoría de las características morfológicas estudiadas en las formas acuáticas las sitúan en posiciones intermedias entre las especies claramente acuáticas y las claramente terrestres. No presentan membranas interdigitales ni la cola aplanada, lo que las sitúa entre las especies de hábitos terrestres (Gromov y Polyakov 1992). El pelo es largo y está conformado por 4 tipos bien diferenciados, característicos de los arvicolinos semiacuáticos (Gromov y Polyakov 1992, Garde y Escala 2001). Por otro lado, su tamaño relativamente grande



dentro es característico de los arvicolinos acuáticos y tiene las extremidades relativamente más largas, especialmente las posteriores, aunque no tanto como *Ondatra*, lo que la sitúa a mitad de camino entre terrestre y acuática (Gromov y Polyakov 1992) y no presentan ecolocación subacuática (Komarov 1976). También la microanatomía del radio sitúa a *Arvicola sapidus* como de estilo de vida terrestre (Germain y Laurin 2005). Todas estas características dotan a este grupo de especies de una gran versatilidad ecológica.

Distribución

La rata de agua se restringe al extremo suroccidental de Europa, ocupando todo Portugal, España y gran parte de Francia (Saucy 1999).

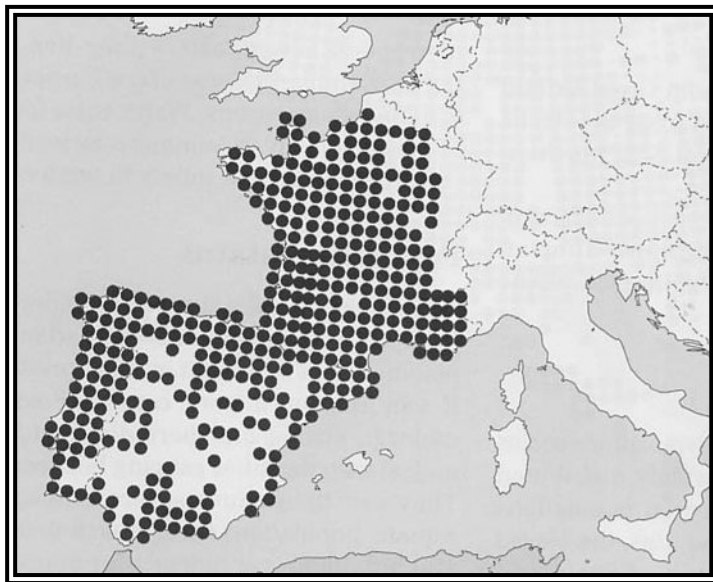


FIGURA 1.2. Distribución de *Arvicola sapidus*. Los huecos de presencia en la península son achacables a falta de información (Saucy 1999).



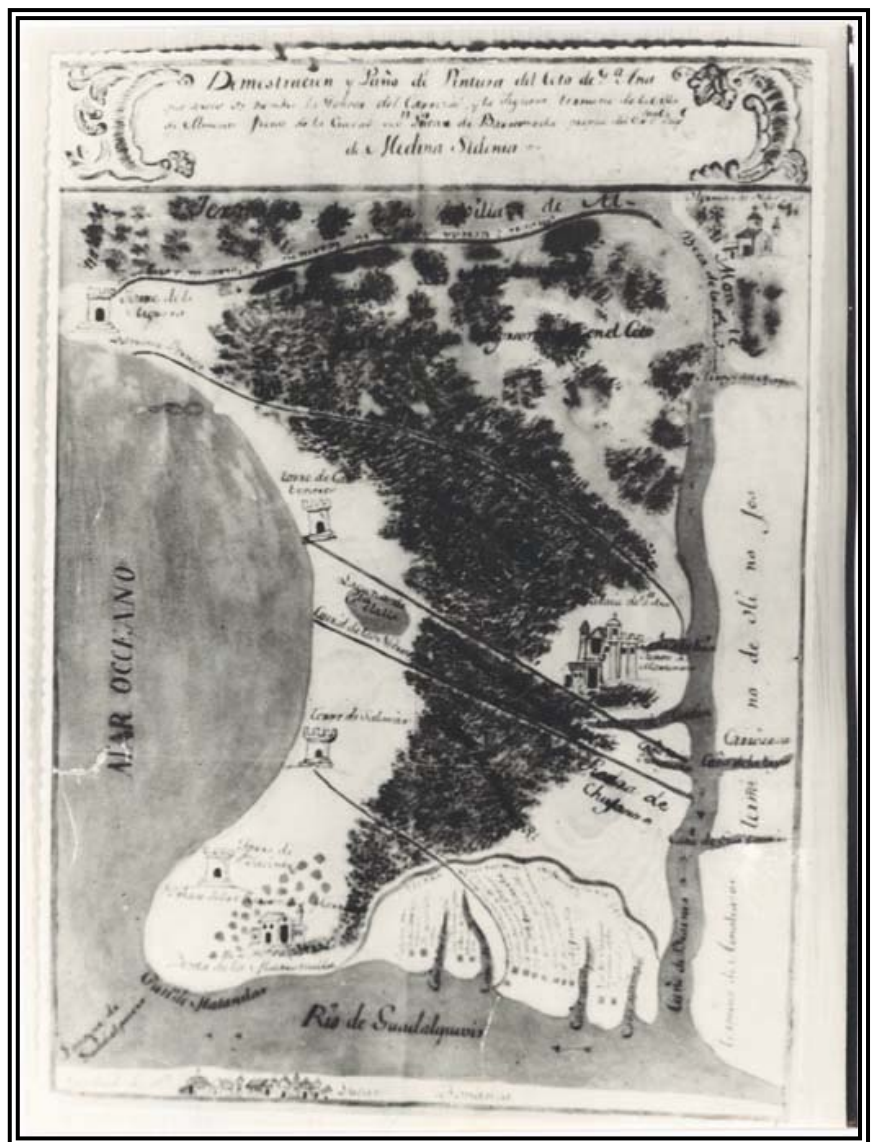
2

Área de Estudio

“Apenas existen accidentes que rompan su monótona horizontalidad, si exceptuamos los rosarios de leves depresiones de fondo salitroso en que se estanca un agua basta e insalubre, cauces de antiguas corrientes más generosas, en las que se forman lagunajos y charcos, guaridas de la quebradiza vida del lugar.”

“Al contrario que la leal sequía estival, el resto de las estaciones son impredecibles. El otoño y el invierno poco se diferencian. El primero entra tarde y el segundo sale pronto. Raramente equilibrados, muy secos o muy lluviosos e iguales de malos.”

Juan Villa (2005) Crónica de las arenas. La otra cara de Doñana. Ed. Andalucía Abierta.



conclusiones CAPÍTULO 2

*1. En la comarca de Doñana las ratas de agua se distribuyeron ocupando las zonas de cotos y dunas de la parte occidental, en el manto eólico. En ellas se detectó la presencia de ratas de agua en los lugares potencialmente inundables. Ni en la marisma ni en el Coto del Rey se ha detectado la presencia de la especie, lo que se relaciona con la ausencia de hábitat (características de la vegetación o ausencia de lugares en los que excavar galerías) y la elevada abundancia de rata parda (*Rattus norvegicus*).*

2.1

Área de Estudio

2.1.1. SITUACIÓN

La comarca de Doñana se encuentra situada en el extremo suroccidental de la Península Ibérica, en el entorno de la desembocadura del río Guadalquivir, entre las provincias de Huelva, Sevilla y Cádiz (Figura 2.1), estando nuestro área de estudio en la primera de ellas.

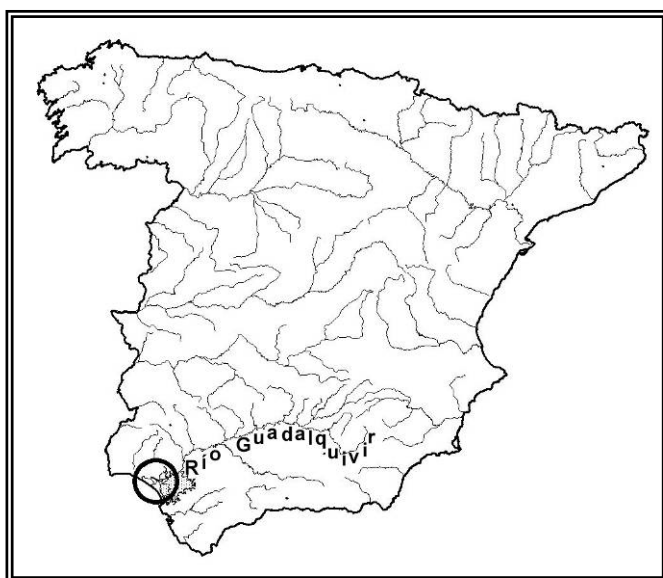


FIGURA 2.1.- En un círculo se indica la situación de la comarca de Doñana en el contexto de España.

2.1.2. CLIMA

Doñana se encuentra dentro de la Región Bioclimática Mediterránea, caracterizada por presentar sequía estival, y dentro de ésta en el piso Termomediterráneo. Éste se caracteriza por presentar una temperatura media anual de 17-19 °C, estando la media de las mínimas del mes más frío entre 4 y 10 °C y la media de las máximas del mes más frío entre 14 y 18 °C. Ombroclimáticamente se incluye dentro del tipo subhúmedo, con precipitaciones entre 600-1.000 mm, anuales (Rivas-Martínez 1987).



El clima de la comarca se puede considerar cálido, siendo excepcionales los días con temperaturas bajas, registrándose habitualmente sólo unos 5 días con heladas al año (Castroviejo 1993). El fuerte calor estival es el único elemento predecible en el clima de Doñana, siendo el resto altamente variables (Ojeda 1987). Uno de los parámetros más variables es el volumen de precipitación a lo largo de un año hidrológico (de septiembre a agosto) (Figura 2.2), siendo la precipitación media registrada en la estación meteorológica del Palacio de Doñana en los últimos 28 años de $539,8 \pm 227,2 \text{ l/m}^2$ (rango 169,8-1.027,8).

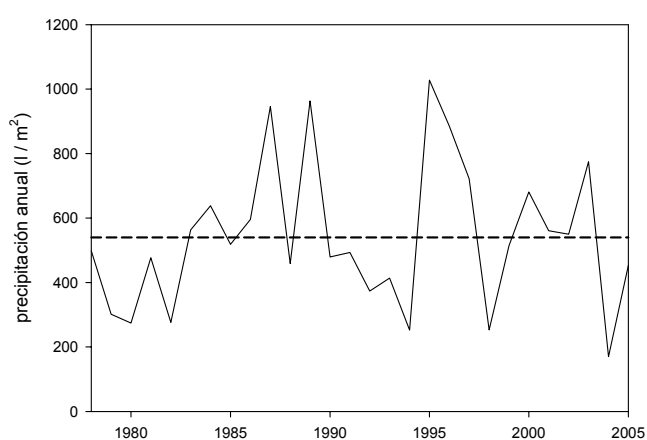


FIGURA 2.2.- Evolución de la precipitación media anual (año hidrológico) en Doñana. La línea discontinua indica la media.

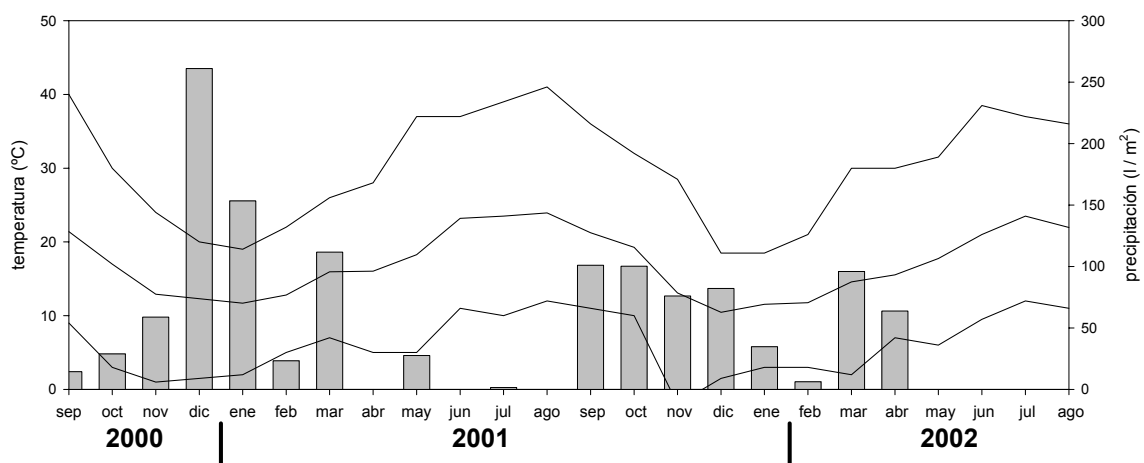


FIGURA 2.3.- Las líneas indican la evolución de las temperaturas media, máxima y mínima, de cada mes, a lo largo de los dos años hidrológicos en los que se desarrolla el trampeo. Con barras se indica la precipitación mensual.



En los dos años hidrológicos en los que se desarrolló el trampeo (septiembre 2000-agosto 2002), las precipitaciones medias fueron de 680,5 y 560,6 l/m² respectivamente. Con temperaturas máximas de 40 °C en septiembre del 2000 y 38,5 °C en junio de 2002, y mínimas de 1 °C y -2°C en noviembre de 2000 y 2001 respectivamente. Sólo se registró 1 día de helada entre los dos años.

2.1.3. HISTORIA GEOMORFOLÓGICA

Geomorfológicamente la zona tiene su origen en el antiguo estuario del Guadalquivir, éste ha visto cambiada su morfología con el paso del tiempo debido a la actuación de tres tipos de procesos: sistemas eólicos, barreras litorales y formaciones fluvio-litorales (Rodríguez 1998).

A lo largo del cuaternario tiene lugar el accidente de Matalacañas que ocasiona un levantamiento en la zona costera y un hundimiento en la interior. La parte elevada permitió el arranque de la gran flecha litoral de Doñana, que provocó el cierre del estuario. Este cierre progresivo activó el funcionamiento de las formaciones fluvio-litorales que provocaron la colmatación del estuario y el asentamiento de la marisma en la zona hundida (Zazo y Goy 1994, Rodríguez 1998).

Los sistemas eólicos son formaciones dunares de amplia distribución ubicadas en zonas llanas aledañas a la costa y habitualmente cerca de la desembocadura de grandes ríos. En Doñana, estos sistemas conforman un gran manto eólico que se superpone a un área arenosa de diferente origen geológico: los arenales del Condado. Este manto eólico está constituido por distintos eventos que hacen que en él se puedan diferenciar varias capas de arena superpuestas que avanzaron desde el mar. En general los sistemas más antiguos alcanzan zonas más interiores y los más recientes se sitúan sobre los anteriores y más cercanos al mar. En las zonas de contacto aparecen habitualmente cubetas lagunares poco profundas cuyo origen es la descarga de los acuíferos del sistema de dunas por la base de los frentes de avance (Torres et al. 1977, Sousa y García 2005). Ello implica que los límites de estos sistemas puedan establecerse con relativa facilidad en función de los alineamientos de lagunas. Estas capas constituyen los diferentes sistemas eólicos (Rodríguez 1998) (Figura 2.4):



- **Primer Sistema Eólico.-** Se sitúa al norte de la línea de la Mediana. Está constituido por arenas con una doble procedencia, eólica y de removilización del sustrato (Borja y Díaz del Olmo 1996, Borja 1997). Es una zona con escasa presencia de lagunas, nivel freático cercano y abundante escorrentía, donde destacan los arroyos de Soto Grande, Soto Chico y La Rocina.
- **Segundo Sistema Eólico.-** Los límites septentrionales son muy evidentes en la zona del Abalarío, donde siguen la línea de Rivetehilos. En la parte más oriental estos límites se desdibujan en la zona del Alamillo, donde continúan hacia oriente pasando aproximadamente por la Pequeña Holanda hasta la casa del Lobo. De ahí vira hacia el sur con dirección a la Mancha del Marqués, pasando por Martín Pavón hasta la marisma. Los suelos son de arenas de procedencia exclusivamente eólica (Borja y Díaz del Olmo 1996, Borja 1997), aunque en la parte más occidental afloran sedimentos de origen aluvial lo que propicia la presencia de vegetación más exigente (García-Murillo y Sousa 1999). Esta zona se caracteriza por la ausencia de escorrentía y la abundancia de lagunas. Se encuentra más alejada del freático que la anterior, apareciendo parches húmedos en el fondo de los antiguos valles interdunares. Muchos de estos parches constituyen el principal núcleo de lagunas de la comarca. Las alteraciones producidas por la gestión asociada a la introducción del ganado, así como las prácticas forestales y el cambio climático del final de la pequeña edad glacial, provocaron la desaparición de muchas lagunas y turberas, algunas de gran tamaño como la laguna del Invierno (Granados 1987, Granados et al. 1987, Sousa y García-Murillo 1999, 2003).
- **Tercer Sistema Eólico.-** Cabalga sobre el anterior, sus límites meridionales son muy claros, pues se sitúan en contacto con la elevación que supone el Asperillo y las dunas de la Reserva Biológica. Su límite septentrional se inicia en las lagunas de las Poleosas, lagunas del Acebuche, Mogeia, Moral, Navazo del Toro hasta el Charco del Toro. Los suelos están formados por arenas de origen exclusivamente eólico (Borja y Díaz del Olmo 1996, Borja 1997). Las zonas interiores de este sistema eólico se caracterizan por la escasez de agua y la ausencia total de lagunas.
- **Cuarto Sistema Eólico.-** La zona más extensa de este sector se sitúa en el área de la Reserva Biológica. Su límite septentrional aparece delimitado por la



alineación de algunas de las más importantes lagunas de la comarca. En la parte oriental se situaría el Charco del Toro, de ahí a la laguna del Zahillo, Taraje, Dulce, Santa Olalla, Las Pajas, El Sapo y Los Hermanillos, donde vira hacia el sur hasta la laguna del Sopetón. En la parte más oriental aparecen pequeños parches de este sector al norte del Asperillo. Está formado por arenas de procedencia exclusivamente eólica (Borja y Díaz del Olmo 1996, Borja 1997). En la zona de la RBD se encuentra uno de los puntos de descarga del freático más importantes de la comarca, lo que da lugar a las mayores lagunas de aguas permanentes (Torres et al. 1977, Llamas 1990, Sousa y García 2005).

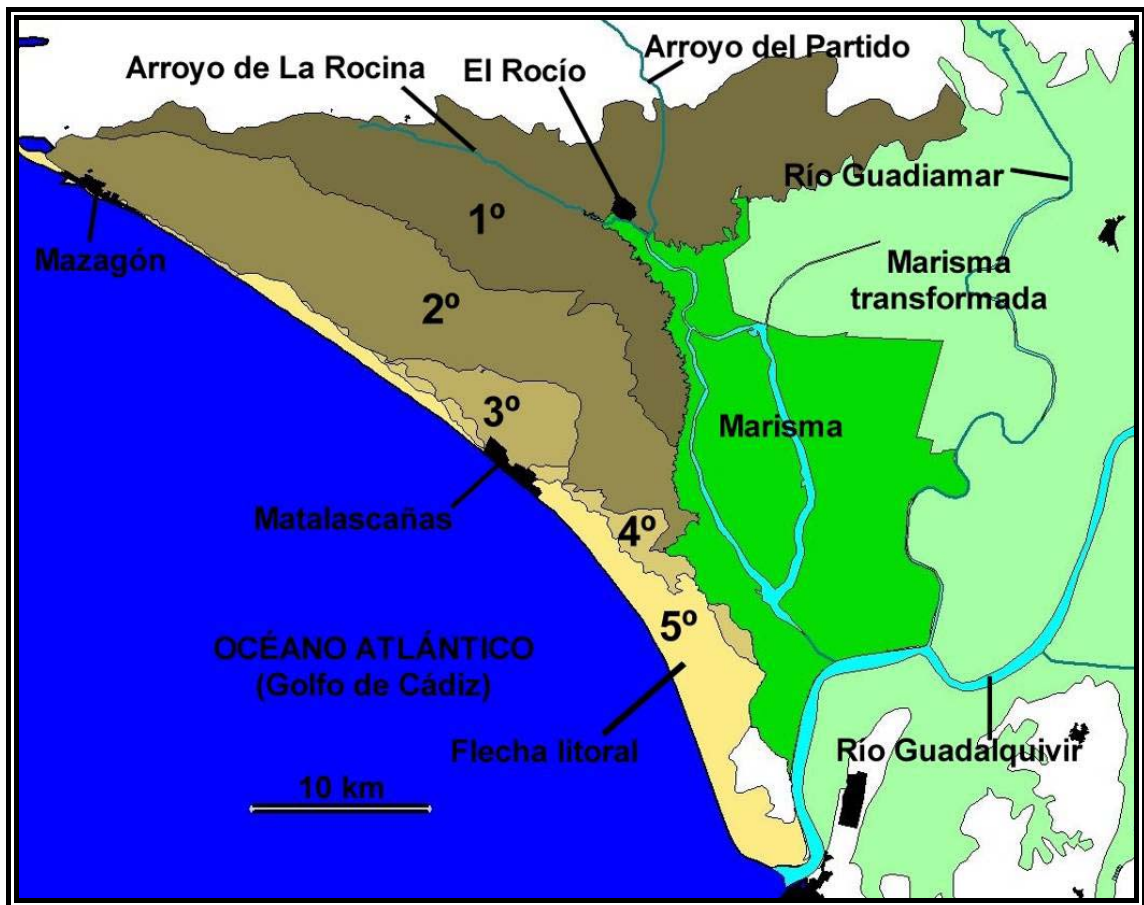


FIGURA 2.4.- Situación de las principales áreas en función de su origen geomorfológico. Los números hacen referencia a los distintos sistemas eólicos.



- **Quinto Sistema Eólico.-** Forman la línea de arenas móviles del Parque Nacional y el Asperillo en el Natural. Está constituido por arenas eólicas muy recientes y móviles, salvo que hayan sido artificialmente fijadas (Kith-Tassara 1946, Borja y Díaz del Olmo 1996, Borja 1997). Los valles interdunares se conocen como “corrales”, muchos de los cuales se encuentran próximos al freático lo que permite encharcamientos estacionales y presencia de vegetación helófitas.

2.1.4. VEGETACIÓN Y PRINCIPALES ECOSISTEMAS

Nuestra zona de estudio se encuentra enclavada en la provincia de Huelva y ha sido detalladamente descrita (Valverde 1958, García-Novo et al. 1978). Habitualmente se reconocen tres grandes unidades ambientales: la marisma, los “cotos” (sistemas eólicos 1, 2 y 3) y las dunas móviles (sistemas eólicos 4 y 5).

En la marisma la vegetación está sometida a periodos estacionales de inundación que varían tanto espacial como temporalmente, dando lugar a diferentes ambientes. Resumidamente y en función del grado de encharcamiento podemos encontrar dos tipos principales de marisma: marisma de *Carex-Scirpus* en las zonas más inundables, y la marisma de *Salicornia* en las zonas más elevadas.

Las formaciones vegetales de los cotos están dominadas por el matorral, siendo prácticamente el único arbolado autóctono unos pocos cientos de alcornoques centenarios (*Quercus suber*) y zonas de sabinar (*Juniperus phoenicea turbinata*). Grandes extensiones fueron repobladas a partir del siglo XVII con pinos (*Pinus pinea*) y en el siglo XX con eucaliptos (*Eucalyptus globulus* y *E. camaldulensis*, principalmente) (Granados 1987, Granados et al. 1987, Ojeda 1992, Castroviejo 1993), pero en la actualidad los eucaliptales están siendo desmontados (Espina y Estévez 1993, Redondo et al. 2001). En las zonas más elevadas con respecto al nivel freático, el matorral existente es conocido localmente como monte blanco cuya planta más característica es el jaguarzo (*Halimium halimifolium*), mientras que en las zonas más deprimidas el matorral dominante es el monte negro, caracterizado por la presencia de brezos (*Erica scoparia*).

La vegetación de las dunas se encuentra en baja densidad y caracterizada por especies adaptadas a las condiciones particulares de alta permeabilidad y movilidad del



sustrato. Entre las especies características se encuentra el enebro costero (*Juniperus oxycedrus macrocarpa*), la camarina (*Corema album*), el barrón (*Ammophila arenaria*) o la Armedia (*Armeria gaditana*). En el Parque Nacional se plantaron de pinos los corrales de las dunas a partir de 1805 (Granados et al. 1987, Ojeda 1987) y en el Parque Natural, la duna del Asperillo se plantó de pinos en la primera mitad del siglo XX (Lama 1951).

2.1.5. DELIMITACIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO: DISTRIBUCIÓN DE LA RATA DE AGUA EN DOÑANA

Previamente a la elección de las parcelas de estudio se realizó un muestreo de cara a delimitar la distribución de la rata de agua en Doñana. Ésta se ha establecido a partir del análisis de egagrópilas de lechuza común (*Tyto alba*), así como a través de las continuas revisiones, visitas e información recogida a lo largo de los años. El análisis de egagrópilas resulta un método más eficaz para detectar la presencia de micromamíferos (principalmente los más escasos y de hábitos más crípticos) que el trampeo (Nores 1989, Torre et al. 2004) y ha sido empleado como uno de los métodos más habituales para establecer la distribución de estas especies (Saint-Girons y Spitz 1966, González y Román 1988, Nores 1989). La presencia de ratas de agua como presas de lechuza común es habitual, pero siempre en baja frecuencia y centrada en edades juveniles (Garde y Escala 1993a).

Durante el presente estudio hemos determinado 12.131 presas correspondientes a 38 posaderos distribuidos por toda la comarca. Se han identificado un total de 9.682 micromamíferos de los que 63 eran ratas de agua (Figura 2.5).

Las ratas de agua se distribuyeron por la comarca ocupando todas las zonas situadas al oeste de la marisma. En los cotos y dunas se detectó la presencia de ratas de agua en los lugares potencialmente inundables. No se ha detectado su presencia en los cotos situados al norte (Coto del Rey) ni en la Marisma. Estos resultados son concordantes con lo observado por Fedriani et al. (2002) y están respaldados por la información acumulada a lo largo de los años.

La ausencia de ratas de agua en el Coto del Rey puede ser achacable a las características de las lagunas y arroyos de esta área. Al contrario de lo que ocurre en las



situadas al oeste y sur, las lagunas y arroyos situados al norte carecen de vegetación desarrollada de herbáceas y helófitos permanentes (ver Capítulo 5.1), estando principalmente orladas de lentiscos y tarajes. Además en estas zonas es habitual la presencia de rata parda (*Rattus norvegicus*) especie con la que la rata de agua compite desfavorablemente (Saint-Girons 1973, Garde y Escala 1993b, Fedriani et al. 2002, Ventura 2002, Ventura 2004, Román en prensa). En esta línea se han observado encuentros agresivos entre rata parda y *Arvicola terrestris* en el Reino Unido (Ashby et al. 1969).

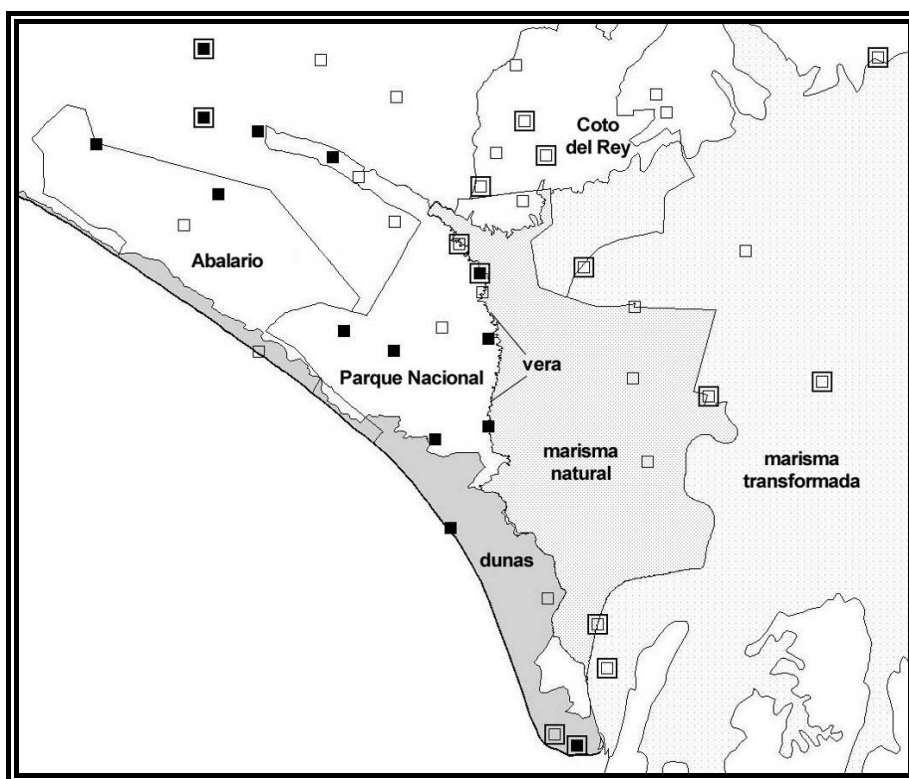


FIGURA 2.5.- Distribución de los posaderos de lechuza analizados. Los cuadrados negros indican presencia de rata de agua, los cuadrados dobles con centro blanco presencia de rata parda, si el centro es negro indica presencia de las dos especies y los cuadrados simples blancos ausencia de las dos especies.

En la marisma la vegetación de helófitos es abundante (principalmente castañuela), pero cuando está inundada tan sólo un reducido número de ‘vetas’ (elevaciones del terreno a modo de pequeñas islas) son aptas para excavar las galerías que necesita la especie para reproducirse. Estas ‘vetas’ se encuentran ocupadas por altas densidades de



rata parda que imposibilitan el asentamiento de la rata de agua. Sólo se ha detectado la presencia ocasional de ratas de agua en pequeños cercados de exclusión de herbívoros contruidos para observar el efecto del sobrepastoreo (R. Soriguer com. pers.; obs. pers.) que una vez inundada la marisma quedaron bajo el agua. Estas llegadas ocasionales de individuos descartan la posibilidad de la posible existencia de barreras a la dispersión. En las zonas de arrozales (marisma transformada) los caños entre estos se encuentran también ocupados por altas densidades de rata parda. Esta exclusión competitiva de la rata de agua por parte de la rata parda, se ve reflejada en la frecuencia en la que aparecen ambas especies en la dieta de la lechuza común (Figura 2.5), encontrando Fedriani et al. (2002) una relación significativa con la distancia a la marisma.

2.1.6. LAGUNAS DE TRAMPEO ESTACIONAL

Una vez definida el área ocupada por la especie en la comarca se seleccionaron 5 lagunas (4 en el Parque Natural y 1 en el Parque Nacional) que fueron sometidas a seguimiento estacional (Figura 2.6). Se seleccionaron estas debido a que el número de indicios era indicativo de la presencia abundante de la especie en el parche, ello nos podía permitir obtener un tamaño de muestra suficiente y asegurarnos una persistencia de la colonia a lo largo del estudio. Ambas premisas se cumplieron, aunque en años posteriores al fin del trabajo de campo, todas las colonias menos una se han extinguido en algún momento dado. En la Tabla 2.1 se resumen las principales características del cada parche.

Nombre	Ubicación	Origen	Superficie	Perímetro
Pino Quemado	Parque Natural	cubeta deflacción	0,96 has	497 m
Lucena	Parque Natural	cubeta deflacción	1,83 has	684 m
De la Res	Parque Natural	cubeta deflacción	2,50 has	791 m
Carrizosa	Parque Natural	cubeta deflacción	1,35 has	531 m
Martinazo	Parque Nacional	caño en la vera	0,57 has	517 m

TABLA 2.1.- Características de las lagunas sometidas a seguimiento estacional.



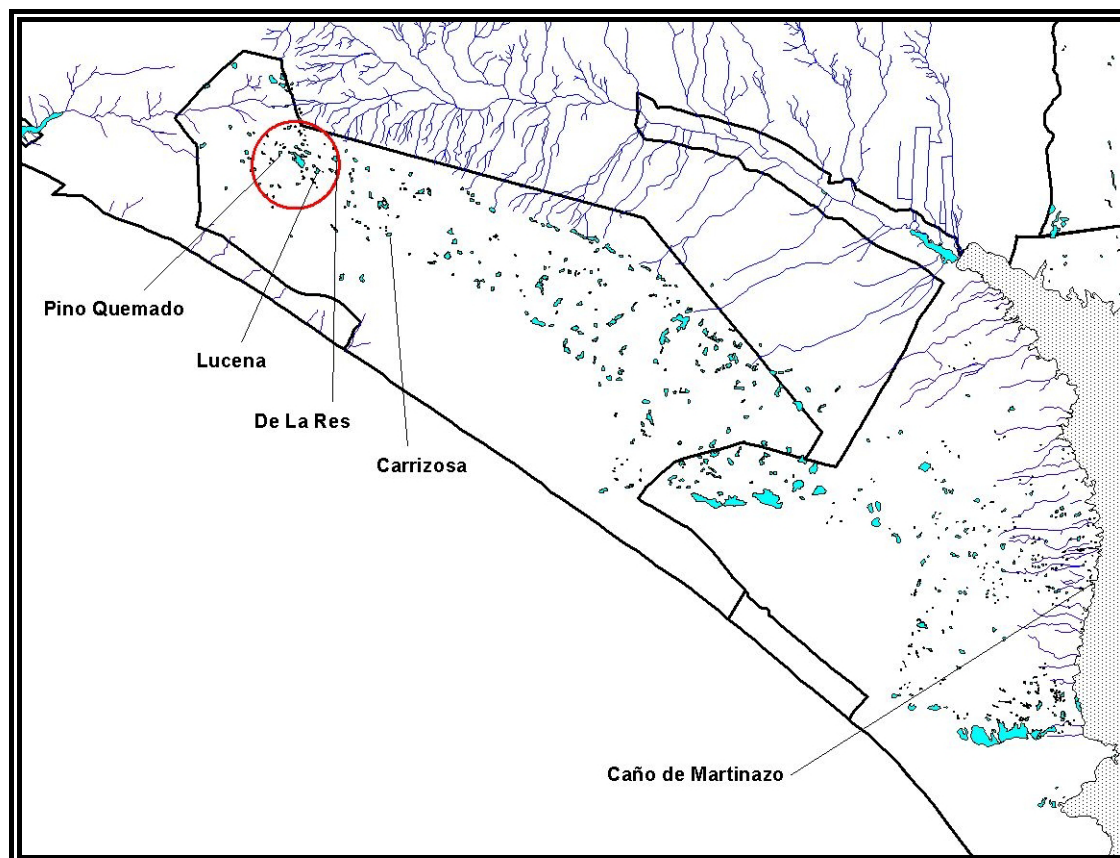


FIGURA 2.6.- Situación de las lagunas de seguimiento estacional. Con un círculo se indica la situación de la parcela de estudio de la dispersión.

2.1.7. PARCELA PARA EL ESTUDIO DE LA DISPERSIÓN

Para el seguimiento de la dispersión de los animales se seleccionó una parcela circular de 3 km de diámetro (Figura 2.7) situada en el Parque Natural, en el sector del Abalarío. En ellas se observó una ocupación elevada de los distintos parches de hábitat (para una definición de parche ver Capítulo 5.1). Todos los parches fueron revisados periódicamente. Si se observaba la colonización de alguno de ellos éste era rápidamente trampeado. Tres de las lagunas de seguimiento estacional se encontraban dentro de esta parcela y el resto de las lagunas ocupadas eran también trampeadas de forma regular. El número total de parches dentro de la parcela fue de 52, con un tamaño medio de $6.882 \pm 15.142 \text{ m}^2$ (rango: 304-107.454).

La parcela estaba situada dentro del 2º sistema eólico pasando por el borde septentrional terrenos pertenecientes al 1º sistema eólico. Tiene lagunas con orígenes



diferentes. En la parte septentrional se localizan lagunas ligadas a la cercanía del freático, que se corresponderían con el borde occidental de la línea de Rivetehilos. En el centro aparecen unas grandes lagunas cuyo origen se sitúa en procesos de obturación de drenajes y dispersas por la parcela aparecen el resto de lagunas con origen similar a las de la Parcela 1. Tiene escasa profundidad (raramente sobrepasan el medio metro cuando están llenas). Todas ellas fueron plantadas de eucaliptos a mediados del siglo pasado, que fueron desmontados en los años 80-00, estando actualmente la vegetación del interior del vaso lagunar recuperada pero aún sin una orla arbustiva importante.

La matriz estaba Compuesta por zonas de pinar (*Pinus pinea*) plantados en los años 40, con un matorral principalmente de monte blanco (*Halimium halimifolium*, *Rosmarinum officinalis*, *Ulex australis*, etc.).

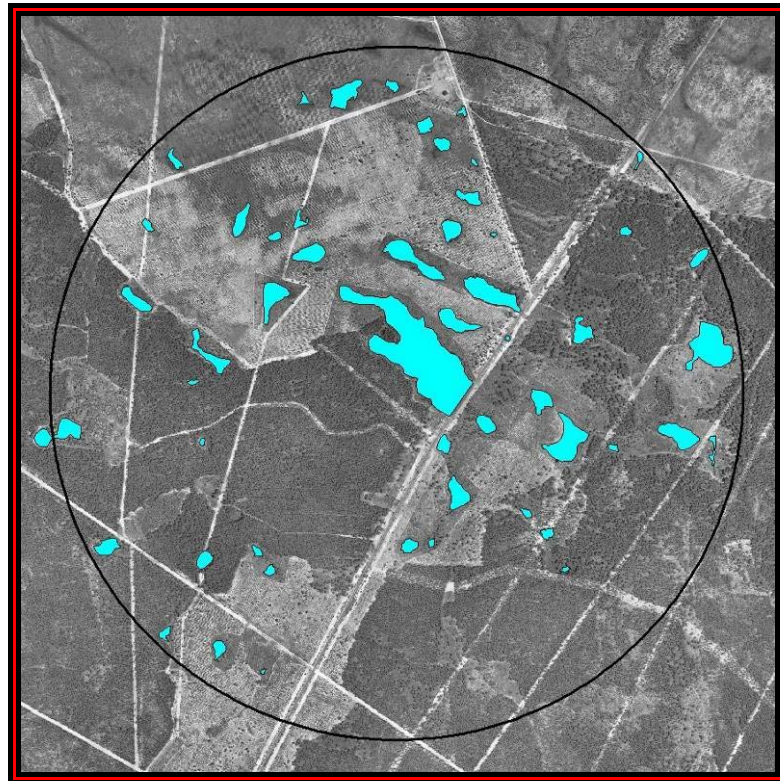


FIGURA 2.7.- Distribución de los parches de las lagunas en la parcela de seguimiento de la dispersión.



3

Material y Métodos



conclusiones CAPÍTULO 3

2. *Se han estudiado las colonias de rata de agua con métodos de captura-recaptura. La dificultad inicial a la hora de capturar a la especie llevó al diseño de una nueva trampa y al empleo del precebado como método para incrementar las capturas. Los resultados indican que en cada sesión de trampeo se capturaba a la práctica totalidad de los animales presentes en cada colonia.*

3. *Las ratas de agua necesitaron de un tiempo para decidirse a ingerir un cebo. Una vez que lo han comido, son capaces de recordar durante meses que ese cebo es comestible y de transmitir a los demás miembros de la colonia la información.*

4. *El uso combinado de anestésicos inhalantes e inyectables resultó un método efectivo de manejo de la especie, no afectando a la supervivencia de los animales dormidos.*

5. *El marcaje con transponders resultó un método efectivo de seguimiento de la especie. Sólo se perdió el 0,9% de las marcas y sólo en animales machos adultos.*

6. *Es posible una asignación objetiva de la edad en función del peso. Una hembra es joven por debajo de 94 gr y es adulta por encima de 123 gr. Con los machos, los límites se sitúan en 100 y 130 gr. Los animales de pesos intermedios los denominaremos subadultos*

3.1

Evaluación de los Métodos de Estudio

3.1.1. INTRODUCCIÓN

Los pequeños mamíferos son animales de hábitos crípticos, lo que dificulta en gran medida su estudio. La detección y la toma de datos no pueden realizarse desde la observación directa y supone que en la mayoría de las ocasiones se deba proceder a su captura o al seguimiento por indicios (Twigg 1975, Delany 1981, Gumell y Flowerdew 1994, Calzada y Fernández 2003). Hasta la fecha no se había trabajado con animales vivos de rata de agua ibérica, sino que los diferentes estudios sobre su biología se abordaron desde la captura de animales con trampas de muerto (Ventura 1988, Garde 1992). Hubo, por tanto, que establecer al inicio de esta tesis un método y unos protocolos robustos de captura y seguimiento. Entre los requisitos que debían cumplir estos protocolos estaban:

- **Métodos mínimamente invasivos.** Este requisito se cumplía fácilmente con el seguimiento por indicios, pero no con el trampeo donde, por definición, se debe capturar el animal con las molestias que ello implica. Para reducir estas molestias el método debería minimizar la mortalidad y el estrés ocasionado por el manejo.
- **Obtención de la mayor información con el menor esfuerzo.** Para ello se han ajustado los esfuerzos de muestreo a los valores mínimos necesarios para obtener los resultados requeridos.

3.1.2. TRAMPEO

Inicialmente se intentó la captura de ratas de agua en lagunas en las que se conocía su presencia por la observación de indicios frescos. Para los primeros trampeos se dispusieron trampas Sherman (mod. LFA). Se colocaron 50 trampas en una laguna de 1,8 has que se mantuvieron cebadas y activas durante 20 días consecutivos (esfuerzo=1.000 trampas*noche). La mitad estaban situadas formando un retículo de 5x5 trampas



separadas entre sí 15 m y dispuestas en una zona con presencia de indicios. El resto se colocaron en letrinas y caminos. Los cebos usados fueron muy variados e incluían pan untado en aceite, patata, manzana, tomate, naranja, etc. En esta fase no se capturó ningún animal. La ausencia de efectividad en las capturas podía estar motivada por causas muy diversas, entre las que se incluían el rechazo a la trampa o al cebo, disposición no adecuada de las trampas, etc. Para intentar esclarecer los factores determinantes y diseñar un protocolo efectivo de capturas se procedió a realizar diferentes ensayos. En los siguientes apartados se describen estos ensayos y se evalúa su efectividad.

3.1.2.1. DISEÑO DE LA TRAMPA

Con el objeto de conocer si la ausencia de capturas era debida al tipo de trampa, se diseñó y construyó un nuevo modelo (Figura 3.1)

La trampa estaba constituida por un tubo de PVC de 16 cm de diámetro y 25 cm de longitud, cerrado en uno de sus extremos con malla electrosoldada de 2 cm de luz. El otro extremo permanecía cerrado en su mitad superior, mientras que la inferior estaba constituida por una puerta abatible, de 100 cm² de superficie, que abría hacia el exterior y cerraba por efecto de la gravedad. El cebo se situaba en el techo de la trampa enganchado al dispositivo de disparo. Una vez que el animal intentaba comerse el cebo la puerta caía. El bloqueo de la puerta se realizaba por dos anillas metálicas que caían por gravedad a ambos lados de la puerta.

Sherman LFA vs. nueva trampa

Con el objeto de conocer si este modelo de trampa mejoraba las trampas Sherman se situaron en dos lagunas diferentes 80 de estas trampas dispuestas juntas y en paralelo con 80 trampas Sherman. Al final del trampeo se obtuvieron significativamente más capturas ($n=38$) en las nuevas trampas que en las Sherman ($n=1$) ($z=6,63$; $p<0,001$).

Además de mejorar la efectividad del trampeo, en el interior de las nuevas trampas se puede colocar hierba, con lo que el animal capturado puede construirse un nido, lo que permite reducir el estrés debido al trampeo.

3.1.2.2. SITUACIÓN DE LAS TRAMPAS

Con el objeto de testar si la situación de las trampas podía estar influyendo en las capturas, se procedió a colocar en dos lagunas diferentes en dos días distintos, 50 de las



trampas de nuevo diseño. La mitad se situaron en un retículo de 5x5 y separadas entre sí 15 m en la zona de la laguna en la que se observaron un mayor acúmulo de indicios de presencia de rata de agua y las otras 25 en letrinas y caminos de la misma zona. En estas últimas se obtuvieron 12 y 8 capturas respectivamente frente a 0 y 1 en las trampas situadas en retículo, siendo la tasa de captura significativamente diferente ($z=4,42$, $p<0,001$).



FIGURA 3.1.- Modelo de trampa usada durante el presente estudio.



3.1.2.3. ELECCIÓN DEL CEBO

Las ratas de agua son animales estrictamente fitófagos (Ventura et al. 1989, Garde y Escala 2000, Capítulo 4.1), por tanto el cebo empleado debe ser de origen vegetal. Además debe poder colocarse en el interior de una trampa y desprender un olor atractivo para la especie. Para la elección del cebo se dispusieron en varias letrinas de una laguna con indicios de presencia de la especie, pequeños montones con trozos de tomate, patata, naranja, plátano y manzana. Días después se pudo observar que habían desaparecido por completo los trozos de manzana y la pulpa de las naranjas, mientras que el resto de las frutas habían sido apartadas a un lado, sin ser ingeridas. Las marcas de incisivos en la cáscara de las naranjas permitieron confirmar que habían sido comidas por rata de agua (Figura 3.2). A partir de ese momento todas las trampas se colocaron con un trozo de manzana y uno de naranja en su interior.



FIGURA 3.2.- Marcas de incisivos de rata de agua en cáscara de naranja.

Con objeto de ver si los animales ingerían diferencialmente uno de los dos cebos, se anotaron para 925 capturas los restos del cebo que quedaban en el interior de la trampa. En el 86,8% de las ocasiones se comieron toda la manzana y en el 87,9% toda la pulpa de la naranja, comiéndose ambas en el 80,4% de las ocasiones. La cáscara de naranja fue ingerida sólo en el 29,8% de las veces. Estadísticamente ambas frutas fueron ingeridas por igual ($z=0,64$; $p=0,52$).



3.1.2.4. PRECEBADO

Una vez construidas las trampas e identificado un cebo idóneo, se procedió a su colocación en diversas lagunas con indicios de presencia de rata de agua. En las lagunas que se habían utilizado para poner a punto el método no hubo problemas de capturas, no obstante, cuando se inició el trampeo en nuevas lagunas se obtuvieron resultados diferentes. En una laguna en la que se colocaron 25 trampas se obtuvo una captura el primer día y 13 el segundo. En otra laguna en la que se colocaron 35 trampas se obtuvo 1 captura el primer día y 7 el segundo. Vistos los escasos resultados obtenidos en el primer día de trampeo se inició un proceso de precebado, con objeto de minimizar el esfuerzo que supone el transporte y colocación de las trampas. Este consistía en situar en puntos fijos trozos de manzana y de naranja. Una vez se observaba que las ratas de agua habían comido el cebo (por desaparición de la manzana y presencia de cáscaras de naranja con marcas como las de la Figura 3.2) se mantenía el precebado dos días más antes de colocar las trampas. Con este método se consiguió incrementar las capturas del primer día en el que se colocaban las trampas a un nivel similar a las obtenidas el segundo día ($T=594$; $p=0,1$; prueba de Wilcoxon para datos apareados).

3.1.2.5. HABITUACIÓN AL CEBO

Una vez iniciado el proceso de precebado se observó que las ratas de agua tardaban tiempos diferentes en las distintas lagunas a la hora de comer del cebo. En todas las lagunas en las que se había trampeado previamente los cebos desaparecían al primer día de colocarlos, mientras que en las lagunas de nuevo trampeo los cebos podían permanecer sin tocar varios días. Ello nos llevó a preguntarnos si existía un proceso de aprendizaje del cebo, si había memoria sobre el cebo y si este conocimiento del cebo se transmitía entre individuos.

Los cebos se depositaban en letrinas y caminos de las lagunas y en ciclos de 24 horas se revisaba si habían sido o no comidos, hasta que los cebos desaparecían ingeridos por rata de agua. Se anotó el número de días que tardaban en desaparecer los cebos en un total de 111 precebados, 41 de ellos correspondían a precebados en nuevas lagunas y 70 en lagunas en las que previamente se había trampeado.

En todas las lagunas en las que previamente se había trampeado los cebos fueron ingeridos el primer día, mientras que en las lagunas de nuevo precebado los cebos fueron



ingeridos de media a los $2,3 \pm 1,3$ días (media \pm S.D., $n=41$), con un máximo de 7 días y una moda de 3. En 12 de las 41 lagunas trampeadas por primera vez, los cebos desaparecieron al primer día. Todas menos una coincidieron con lagunas en las que, durante el trapeo posterior, se capturó un animal que había llegado en dispersión desde otra laguna en la que se había previamente capturado y marcado. El resto de lagunas precebadas de nuevo, en las que todos los animales eran capturados por vez primera, las ratas de agua tardaron una media de $2,8 \pm 1,1$ días.

Se encontraron diferencias significativas entre los tres grupos de lagunas (lagunas previamente trampeadas, lagunas precebadas de nuevo en las que se capturó un animal dispersante y lagunas precebadas de nuevo en las que ninguno de los animales presentes había sido previamente capturado), debidas a las lagunas sin capturas previas frente a las otras dos ($H=102,4$, $p<0,001$; test de Krustal-Wallis).

Una vez visto que las ratas de agua son capaces de recordar el cebo, queda por saber cuánto tiempo mantienen ese recuerdo. Con los datos de que se dispone no se pueden calcular valores promedios, pues el número de días pasado entre trampeos estaba condicionado por otros objetivos, aunque si se pueden conocer valores mínimos. En las lagunas previamente trampeadas ($n=70$), la mitad de los trampeos consecutivos superaban los 85 días de separación entre dos sesiones en la misma laguna y en 4 casos fueron más de 200 días con un máximo de 262 días. En las lagunas de nuevo trapeo en las que se capturó un dispersante, este individuo había sido capturado hacía más de 50 días en la mitad de los casos, con un máximo de 233 días.

Otra de las preguntas que surgen de estos datos es si las ratas de agua son capaces de transmitir la información a otros individuos de su misma especie. De nuevo el tipo de datos reunido no permite analizar finamente esta cuestión, pues el número de individuos capturados en el trapeo está muy condicionado por el número de individuos presentes en la laguna. En 6 de las 11 lagunas a las que llegaron animales dispersantes y previamente no se había trampeado, sólo se capturó a este individuo, en 2 hubo 2 capturas, en otras 2 se obtuvieron 4 capturas y en 1 el total de animales capturados fue de 14. Como se verá más adelante, la efectividad del trapeo permite tener una cierta confianza de que en esas lagunas el número total de animales presentes era próximo al de capturas. Además en todos los casos los cebos desaparecían al primer día de todos los



lugares en los que se observaban indicios recientes de rata de agua. Teniendo en cuenta que el número de puntos de precebado estaba en función del volumen de indicios encontrados, y siempre era superior al número final de capturas, parece poco probable que en las lagunas con varios individuos todos los cebos fueran ingeridos por un solo animal, lo que apoyaría la idea de que varios animales comían cebos el primer día en las lagunas con dispersantes.

Con objeto de valorar si puede existir transmisión de la información, se trampearon 6 puntos muy distantes de la comarca de Doñana, en el río Bergantes en Castellón. En ellos se dispuso un protocolo de precebado igual al realizado en Doñana, pero al disponer los cebos se depositaba una pequeña porción de la hierba usada por las ratas de agua para hacer los nidos en las trampas en Doñana, impregnada con sus olores. Durante los 3 días que se mantuvo el precebado, las ratas de agua ingirieron el cebo de media a $1,7 \pm 0,8$ días, entrando en la mitad de las localizaciones al primer día. Este valor resultó significativamente menor que el encontrado en Doñana en lagunas no trampeadas previamente, cebadas un máximo de tres días y en las que sólo se depositó el cebo ($U=54,5$, $p<0,05$; test de Mann-Whitney). Debido a que los objetivos del trampeo no eran validar el método, no se dispusieron controles, por lo que este resultado no resulta sólido pero si sugiere que existe transferencia de la información por olores.

3.1.2.6. REDUCCIÓN DE SESGOS EN LAS CAPTURAS

Diversos autores han puesto de manifiesto el efecto del olor en las trampas sobre la captura de roedores. Por norma general las trampas que han capturado previamente algún ejemplar de una especie son más atractivas para esa especie que las trampas limpias (Boonstra y Krebs 1976, Daly y Behrends 1984, Heske 1987), pudiendo existir un sesgo en la captura de las trampas en función del momento y estado reproductor de los animales (Heske 1987, Drickamer 1995, 1997, Wolf y Batzli 2002). En nuestro caso tenemos la ventaja de trabajar con poblaciones pequeñas y limitadas, por lo que se ha intentado reducir estos efectos mediante el empleo de tres técnicas:

- Precebado: con el objeto de que mediante la atracción por el cebo se reduzca la posible selección debida a la trampa.
- Limpieza de las trampas: después de cada trampeo, todas las trampas eran sometidas a una limpieza en profundidad con agua a presión.



- Número de trampas muy superior al número final de capturas: se han colocado un total de 7.703 trampas*noche, para 2.662 capturas, es decir una ratio de 2,9 trampas por captura.

3.1.2.7. PRECISIÓN DE LAS COORDENADAS

La localización de todas las capturas se realizó con la ayuda de un GPS Garmin Plus 2, con resolución de 1 m. Debido al método de revisión de las trampas, no se podía dedicar mucho tiempo a tomar con una cierta uniformidad los datos de las coordenadas de situación de las capturas, por lo que se ha creído conveniente estimar el error obtenido en este dato. Para ello se anotaron las coordenadas, siempre que se capturaba un animal, independientemente de si en ese punto fijado existía o no una captura previa. Se dispone de 240 coordenadas correspondientes a 120 puntos, en los que se obtuvieron dos capturas consecutivas. Como se desconoce la situación exacta de cada punto, se ha estimado el error a partir de la diferencia entre las dos coordenadas. La diferencia media ha sido de $5,8 \pm 3,7$ m (media \pm S.D., $n=120$), con un máximo de 16,1 m, estando el 95% de los valores por debajo de los 13 m.

3.1.2.8. ASUNCIONES DEL ESTUDIO DE CAPTURA-RECAPTURA

En los muestreos de captura-recaptura realizados para la estima de parámetros de poblaciones animales existen una serie de asunciones que deben de ser tenidas en cuenta a la hora de interpretar los resultados. En el presente apartado discutimos el cumplimiento en nuestro caso de estas asunciones, que en el contexto de un estudio de marcaje-recaptura son (Pollock et al. 1990, Lebreton et al. 1992, Lindberg y Rexstad 2002):

- 1. Los valores obtenidos a partir de los animales marcados pueden ser aplicados a los animales no marcados.**
- 2. Las marcas no afectan al comportamiento de los animales marcados.**

Estos dos planteamientos presuponen que no existen diferencias en la **capturabilidad** de los animales debidas al sexo, la edad, si han sido capturados previamente etc., tanto por provocar el rechazo hacia la trampa en algunos casos, como por el efecto contrario de atracción en otros.

En el presente estudio se han obtenido unas tasas de recaptura muy elevadas. En las lagunas sometidas a seguimiento estacional (primavera, verano, otoño e invierno), se



ha trampeado entre 6 y 9 sesiones (=estaciones) por laguna. En ellas se han capturado 481 individuos diferentes, con 900 capturas-sesión (en la mayoría de las sesiones los animales eran capturados en más de una ocasión). Las historias de captura se han construido indicando mediante un 1 si un animal era capturado en una estación determinada y mediante un 0 si no era capturado, ignorando si en cada estación el animal era capturado más de una vez. Todas las recapturas menos dos lo fueron en la siguiente estación o no se recapturaron más. Es decir sólo disponemos de dos ceros situados entre los unos en las 481 historias de captura. Este tipo de resultados indica que en cada sesión de trapeo se está capturando prácticamente el total de los animales presentes. Esta opción resulta ser la más ajustada a las observaciones realizadas en el campo, pues no hay que olvidar el pequeño tamaño y el carácter limitado de las colonias, lo que nos permite la colocación de un número de trampas elevado. Ello explica además, que el porcentaje de animales capturados tanto en uno como en otro de los dos trampeos que constituían cada sesión fuera superior al 85% (ver Capítulo 8.2).

3. Las marcas no se pierden ni desaparecen.

Se ha marcado los animales con transponder, un microchip provisto de un código alfanumérico que identifica al portador de forma inequívoca. Gracias a su pequeño tamaño (11x2 mm) los transponder pueden ser inyectados con una aguja, sin alterar la apariencia del animal. En nuestro caso, el lugar elegido para su implante ha sido debajo de la piel del dorso a la altura de la cintura escapular. La lectura se realizaba con un lector TROVAN a través de la trampa. El lector genera un campo electromagnético que transmite la energía suficiente al chip para que éste transmita su código.

Las pérdidas de transponders son escasas, generalmente por debajo del 5%, salvo en algunas especies de reptiles (Schooley et al. 1993, Brown 1997, Becker y Wendeln 1997, Clarke y Kerry 1998, Gibbons y Andrews 2004). En nuestro estudio, podíamos reconocer los ejemplares marcados debido al corte realizado en la oreja del animal con objeto de obtener de él muestras para estudios genéticos. Esto nos permite saber que 5 animales habían perdido el transponder, lo que supone el 0,9% entre los animales recapturados (n=560). En todos los casos se trató de machos adultos en época reproductora lo que puede relacionarse con las heridas infringidas en este periodo, que en



muchas ocasiones atraviesan la piel, abriendo salidas para el transponder. Un caso similar se ha encontrado en un lacértido americano (*Gambelia silos*; Germano y Willians 1993).

4. Todos los animales vivos en la población en el momento *i* tienen la misma probabilidad de captura.

5. El destino de cada animal marcado es independiente del de los otros animales marcados.

La asunción 4 se refiere a la **heterogeneidad** de las capturas y la 5 a la **independencia**. La violación de ambas da lugar a sobredispersión, y su no cumplimiento puede influir en el procedimiento de selección de modelos (Lindberg y Rextad 2002). El cálculo del valor de sobredispersión se detalla en el apartado en el que se desarrollen los distintos modelos (Capítulo 8.2).

3.1.3. ANESTESIA

Con los primeros animales marcados se intentó el manejo directo, pero la inmovilización con guantes por la fuerza provocaba un incremento evidente del estrés, lo que nos llevó a plantear el uso de anestésicos. Los anestésicos inhalantes han sido habitualmente usados con arvicolinos (Fitzgerald y Madison 1983, Blanchette 1989, Lacki et al. 1989, VanBlankenstein y Botzier 1996). Entre los más empleados en los últimos años se encuentra el halotano (2-bromo-2-cloro-1,1,1-trifluoroetano), líquido volátil de amplio uso en medicina y veterinaria (Vaughan y Cole 1969). El principal inconveniente para su uso es la escasa duración del efecto, por lo que debe mantenerse al animal en una atmósfera con el anestésico a baja proporción, operación difícilmente realizable en el campo. El tiempo de recuperación es de unos pocos minutos: 3,4 en *Ondatra zibethicus* (Blanchette 1989), 2,9 en *Mustela vison* (Larivière, S. et al 2000), 3,2 en *Martes americana* (Herman et al. 1982) o entre 30 segundos y 2 minutos en nuestro caso. Con estos tiempos no resultaba posible el marcado y la recogida de toda la información y muestras que se precisaban del animal.

En segundo lugar se planteó el uso de anestésicos intramusculares. Estos han sido usados ampliamente en el manejo de fauna silvestre (Herman et al. 1982, Palomares



1993, Bó et al. 1994, Travaini y Delibes 1994) y su uso es muy habitual en roedores de laboratorio, pero raro en topillos silvestres salvo en estudios clínicos (p.e. Wang 1995, Pitkow 2001). Uno de los más empleados en animales domésticos y silvestres ha sido una combinación de Tiletamina y Zolacepam (Zoletil 20, Virbac España S.A.) en proporciones iguales (1:1). Estos anestésicos precisan de la inmovilización previa del animal para realizar con precisión el pinchazo de la inyección, lo que de nuevo provocaba un incremento evidente del estrés al intentar inmovilizarlo.

En el presente estudio se ha optado por combinar ambos métodos, durmiendo inicialmente el animal con el anestésico inhalante para posteriormente inyectarle una dosis precisa de anestésico intramuscular.

3.1.3.1. EVOLUCIÓN DE LA ANESTESIA

La inducción tenía lugar entre 1 y 2 minutos ($1,7 \pm 0,3$ minutos; media \pm S.D., $n=50$) después de haber introducido al animal en la cámara de anestesia. El efecto del Zoletil era inmediato, de forma que los animales no despertaban entre una y otra anestesia. Todos los animales dormidos eran capaces de contraer el pie al ejercer presión con los dedos sobre el mismo y de cerrar los ojos cuando se soplabá sobre ellos, agitando muchos de ellos la cabeza frente a este estímulo. La recuperación de otros reflejos incluía el movimiento de las manos y la apertura de la boca en primer lugar, levantando posteriormente la cabeza, hasta incorporarse completamente. Debido a que los animales no eran sometidos a observación continua, sino que se miraban solo cada cierto tiempo, se ha tenido en cuenta el último minuto en que se veía dormido y el primero en que se veía despierto. Con estos valores la incorporación tenía lugar entre los $24,5 \pm 10,8$ y los $42,4 \pm 10,4$ minutos (media \pm S.D., $n=50$). El animal que más pronto se despertó lo hizo a los 20 minutos y el más tardío no antes de los 45 minutos.

Se ha medido la evolución de la temperatura (tomada con un termómetro digital en el recto) y las respiraciones por minuto (r.p.m.; contadas en un intervalo de 15 seg.) a los 5 y 10 minutos después de la anestesia. La temperatura disminuyó de los $36,1 \pm 0,7$ °C, hasta los $35,8 \pm 0,7$ °C (media \pm S.D., $n=50$). La respiración disminuyó de las $165,3 \pm 31,2$ r.p.m. hasta las $152,3 \pm 20,9$ r.p.m. ($n=50$). Esta disminución de la frecuencia de respiración fue muy evidente en algunos animales que pasaron de más de 200 r.p.m. a



poco mas de 120 r.p.m., lo que se relaciona con la relajación del estrés inicial de manejo, debida al efecto del anestésico.

3.1.3.2. EFECTO DE LA ANESTESIA EN LA SUPERVIVENCIA DE LOS ANIMALES

Con los animales capturados en las 5 lagunas de seguimiento estacional se ha estimado si existen diferencias en la supervivencia entre los animales que eran llevados al laboratorio y dormidos o los recapturados que eran soltados en el momento. En estas lagunas se han anestesiado animales 649 veces y se han capturado sin dormir 1.339. Entre los primeros, no fueron recapturados en los siguientes trampeos el 25,9% de los animales y entre los segundos el 28,4%, no existiendo diferencias significativas entre ambos ($z=1,12$, $p=0,3$). A pesar de que no disponemos de datos de supervivencia de animales capturados pero nunca anestesiados, estos resultados dan pié a pensar que no existe un incremento de la mortalidad debida al efecto del anestésico.

En el laboratorio, y una vez puesta a punto la técnica de anestesia, se han dormido un total de 1.086 animales, de los que 8 resultaron muertos durante el proceso de anestesia, lo que supone un 0,7%. En todos los casos se relacionó con la cantidad o el tiempo en el que el animal se encontró en contacto con el halotano. Éste ha sido el único problema encontrado en el proceso de anestesia y es debido a que una dosis excesiva del anestésico puede provocar la muerte, siendo incluso utilizado como técnica de eutanasia en animales (Genovesi 2001, Gartrell y Kira 2005). El hecho de que en el trabajo de campo no se pudiese contar con equipos adecuados para controlar las dosis de anestésico inhalante o el estado de salud de los animales ha podido ser la causa de la mortalidad accidental observada.

3.1.4. ASIGNACIÓN DE EDAD RELATIVA A LAS RATAS DE AGUA DE DOÑANA

En los arvicolinos, la estimación de la edad resulta complicado. La mayoría de los autores han optado por incluir a los animales en diferentes clases de edad (Ventura y Gosálbez 1992, Garde et al. 1993), asignadas a partir de criterios que evolucionan con el tiempo (crestas óseas, peso del cristalino, mudas, madurez sexual, etc.). No obstante, las asignaciones precisas sólo son posibles a partir de técnicas que implican el sacrificio del animal, lo que las hace inaplicables en estudios que pretendan la recaptura de los



animales. Por otro lado, en los estudios con micromamíferos en vivo resulta muy habitual encontrar que los distintos autores consideran (en muchos casos de forma claramente subjetiva) un peso a partir del cual los animales son considerados adultos o juveniles. En el presente apartado pretendemos desarrollar y evaluar un modelo objetivo de asignación de edad para las ratas de agua de Doñana a partir del peso de los animales en vivo.

3.1.4.1. CRITERIOS DE EDAD RELATIVA

Vistas las limitaciones que implica el trabajar con animales vivos, se ha optado por intentar establecer unas clases de edad relativa a partir del peso que es el único dato habitualmente tomado en las sucesivas recapturas. El objetivo del presente apartado es establecer los límites de peso por debajo y por encima de los cuales se puede tener una cierta certeza de que un animal es joven o adulto.

Con los animales vivos dos son los criterios observables externamente que cambian con la edad: por un lado un criterio morfológico (coloración del pelaje) y por otro uno funcional (estado reproductor).

- Pelaje: En la rata de agua se suceden tres tipos de pelaje: juvenil, subadulto y adulto. El pelaje juvenil se caracteriza por ser oscuro, casi negro, con una densidad de pelos menor que en los siguientes pelajes. Las zonas ventrales son gris oscuro y los flancos y dorso de color marrón grisáceo oscuro. A este pelaje le sucede un pelo de subadulto, de mayor densidad, tonos más claros y color marrón grisáceo, con las partes ventrales de color ocre grisáceo claro. La siguiente muda da lugar al pelo de adulto, algo más claro que el anterior y con una densidad de pelos menor (Ventura y Gosálbez 1990a, Garde y Escala 1999, 2001). Durante el presente estudio, se ha observado la dificultad para diferenciar con certeza el pelaje de subadulto del de adulto, lo que unido a la poca duración del primero y que la muda al pelaje de adulto solapa en ocasiones con la muda del pelaje a subadulto (Garde y Escala 1999), hace que se haya optado por considerarlos juntos a la hora de establecer edades. Se han asignado, por tanto, dos tipos de edad en función del color del pelaje: jóvenes y adultos. Según este criterio hemos considerado joven al animal que tenía restos de pelaje juvenil.
- Reproducción: Hemos asumido que un animal es funcionalmente adulto cuando es capaz de reproducirse. Las manifestaciones del estado reproductor de las ratas de



agua son sólo observables en la genitalia externa. En el caso de las hembras viene indicado por la apertura de la vagina y desarrollo de las mamas y en el caso de los machos por el descenso testicular y el desarrollo del escroto.

Podemos asignar los animales a una de las dos categorías que surgen de la combinación de ambos criterios.

- ✓ Joven: animal con pelaje juvenil sin signos de reproducción
- ✓ Adulto: animal con pelaje adulto y signos de reproducción
- ✓ Otros: animales que tienen sólo una de las dos condiciones

3.1.4.2.- ASIGNACIÓN DE EDAD RELATIVA EN FUNCIÓN DEL PESO

Sobre la base de datos de los animales que cumplen las dos condiciones, es decir los que tenemos certeza de que son adultos o jóvenes (morfológica y funcionalmente), se ha seleccionado aleatoriamente la mitad de los casos de cada sexo (n=332). Sobre esa mitad se ha ajustado una regresión logística, usando el LOGISTIC procedure del paquete estadístico SAS (SAS statistical Package version 9.1; SAS 2003), en la que la variable dependiente es binomial (joven o adulto) y como variables independientes se han incluido el sexo y el peso.

Con el resto de los casos comprobamos el ajuste del modelo. Para ello vamos a ver si existen diferencias entre las asignaciones hechas en el campo y las hechas por el modelo.

El modelo final ($\text{Wald}^2_2 = 31,62$; $P < 0,0001$; $r_{\max}^2 = 0,95$) estimado con la mitad de los animales, encontró diferencias debidas al sexo ($\chi^2_1 = 6,28$, $p = 0,01$) y al peso ($\chi^2_1 = 30,25$, $p < 0,0001$). En la Figura 3.3 se representa el modelo encontrado para ambos sexos.

Sobre este modelo podemos establecer unos pesos por debajo o por encima de los cuales estaremos seguros (con la certeza que nosotros asignemos) de que el animal es joven o adulto. El nivel de certeza que hemos adoptado es del 95%. Según este modelo tenemos un 95% de certeza de decir que una hembra es joven por debajo de 94 gr y que es adulta por encima de 123 gr. Con los machos, los límites se sitúan en 100 y 130 gr. Los animales de pesos intermedios los denominaremos subadultos.



En la Tabla 3.1 se compara la asignación de edad realizada con el modelo para el peso frente a la realizada en el campo con la otra mitad de los animales. El modelo no clasifica a partir del peso como adulto ningún animal asignado como joven en el campo, por criterios morfológicos y funcionales, y viceversa. Dentro de los subadultos aparecen tanto animales asignados en el campo a adultos como a jóvenes.

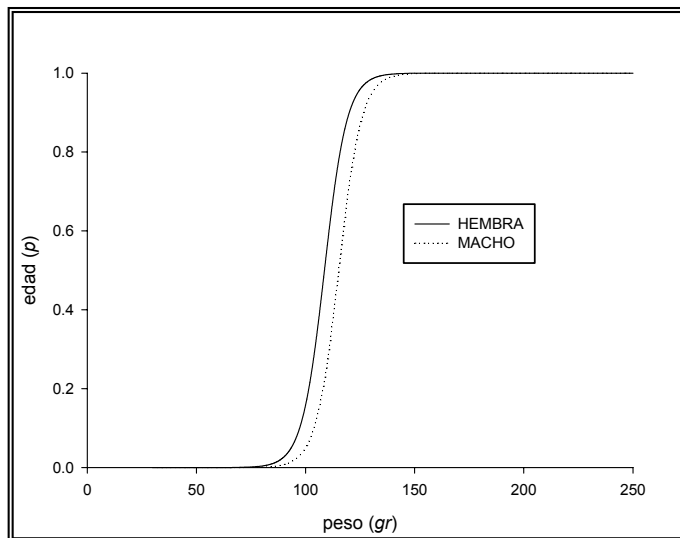


FIGURA 3.3.- Probabilidad de asignación de edad relativa de machos y hembras en función del peso.

Con esto seguimos teniendo el problema de si asignar como potenciales reproductores a los subadultos o no. En el caso de las hembras, el peso mínimo de un animal gestante fue de 140 gr, por tanto por encima de los subadultos. Por otro lado, los machos jóvenes deben de tener muy pocas probabilidades de ser reproductores efectivos, pues siempre hay machos de mayor tamaño en las lagunas. Según esto habría que buscar los potenciales reproductores entre los animales que el modelo clasifica como adultos (hembras > 123 gr y machos > 130 gr).

	Asignación en el campo	Asignación del Modelo		
		Joven	Subadulto	Adulto
Hembra	Joven	41	13	0
	Adulto	0	15	106
Macho	Joven	64	9	0
	Adulto	0	4	79

TABLA 3.1.- Asignación de edad en el campo y según el modelo logístico desarrollado.



3.2

Protocolos de Estudio

3.2.1. PROTOCOLO DE TRAMPEO

- a) Mediante un peinado de la laguna que duraba entre 1 y 2 horas por cada hectárea ocupada por las ratas, se buscaban letrinas y caminos con indicios de actividad. Los distintos lugares identificados se marcaban mediante el uso de estacas y se depositaba un trozo de manzana y otro de naranja. El número máximo de puntos de captura por colonia se situó en 70, que era el número de trampas disponibles.
- b) Los siguientes días se revisaban los puntos marcados y se reponía el cebo si se lo habían comido, durante un mínimo de dos días más.
- c) Al atardecer se situaban las trampas en los mismos puntos del precebado. Cada trampa iba provista de hierba seca recolectada en la misma laguna, con el objeto de dotar de protección al individuo capturado, y se cebaba con un trozo de naranja y otro de manzana enganchados al dispositivo de disparo.
- d) Por la mañana del día siguiente se revisaban las trampas, identificándose los animales capturados con el uso de un lector de transponder para saber si el animal era una recaptura o era la primera vez que se capturaba. Los animales de nueva captura eran llevados al laboratorio para su anestesia y marcaje dentro de la misma trampa. Las recapturas eran soltadas después de tomada la información.
- e) Vistas las elevadas tasas de recaptura entre días consecutivos y con el objeto de reducir la potencial mortalidad causada por estrés, dado que éste está condicionado por el hecho de la captura y no por el tiempo que el animal pase en la trampa (Fletcher y Boonstra 2006), se optó por trampear sólo dos días no consecutivos en cada estación.
- f) Todas las trampas eran retiradas a diario de las lagunas. Las que capturaban algún animal eran sometidas a un proceso de limpieza usando agua a presión.





FIGURA 3.5.- Proceso de trampeo: A. precebado en una letrina; B. colocación de la trampa; C. animal capturado en trampa; D. animales capturados preparados para su marcaje en el laboratorio; E. suelta del animal en el lugar de captura una vez recuperado de la anestesia.



3.2.2. MANIPULACIÓN

3.2.2.1. FICHAS Y TOMA DE DATOS EN EL CAMPO

Previo a la revisión de las trampas se anotaban en la ficha los valores comunes, como datos relativos al estado de la laguna, si tenía o no agua, a la climatología, al número de días de precebado o la fecha y hora en la que se realizaba la revisión.

Si el animal era una recaptura normalmente era pesado y soltado en el momento en el mismo lugar de captura, anotándose su código, el punto de captura, la trampa en la que había sido capturado, así como la coordenada del lugar de captura mediante el uso de un GPS. También se anotaban posibles detalles observables exteriormente (preñez desarrollada en hembras, heridas muy evidentes, etc.). El peso fue la única medida biológica mantenida en todas las capturas pues resulta ser la medida más sencilla de tomar y la más representativa de la edad y el estado del animal (Sauer y Slade 1987, Iskjaer et al. 1989, Boonstra et al. 1993).

zona	laguna	número	estado		noches trampeo	precebado	
fecha	hora	tiempo			tara	nº trampas	

punto	utm	nº trampa	nueva/ recap.	¿dónde va?	caja	transponder	peso

FIGURA 3.6.- Ficha usada en el campo para el registro de la información del animal capturado. Para cada laguna y día se usaba una ficha diferente y en cada línea se anotaban los datos de un animal.



3.2.2.2. FICHAS Y TOMA DE DATOS EN EL LABORATORIO

Cada vez que se capturaba un animal por vez primera se intentó obtener la máxima información de él. Para ello se elaboró una ficha en la que se recogían todos los datos tomados. Esta ficha estaba dividida en varios cuadros:

- Cuadro 1. Código: Para cada animal anestesiado se estableció un código único compuesto por la secuencia año-mes-día-laguna-número_animal. De esta forma el animal capturado el tercer lugar en la laguna H16 el día 12.03.2001, tiene el código 010312H1603. Este código presenta la ventaja de ser correlativo, no repetible y no hace falta recordar el número en el que se dejó el anterior día.
- Cuadro 2. Datos de la laguna: Reúne información sobre la laguna trampeada, su código, parcela de estudio, nombre y estado de inundación.
- Cuadro 3. Información de la captura: reúne datos sobre la fecha y hora de revisión de las trampas, la situación, el tipo de cebo usado y las condiciones meteorológicas del día del trapeo.
- Cuadro 4. Se reflejan los datos de la inducción de la anestesia.
- Cuadro 5. Se registra el número del transponder y si la rata es una nueva captura o una recaptura.
- Cuadro 6. Se recogen los datos biométricos, siguiendo las recomendaciones de la Comisión de Biometría nombrada en el Primer Coloquio de Mastozoología Ibérica, celebrado en Jaca (1972), y otros como el sexo, la edad estimada o el tipo de pelaje.
- Cuadro 7. Reúne la información sobre el estado reproductor del animal.
- Cuadro 8. Reúne información sobre patologías y parásitos.
- Cuadro 9. Información sobre la evolución del animal en la anestesia y los distintos reflejos que recupera.
- Cuadro 10. Muestras recogidas
- Cuadro 11. Observaciones
- Dibujo 1. En el se representa la información de posibles cicatrices, heridas así como la distribución de las mudas.



FICHA PARA RATAS DE AGUA EN DOÑANA										código	1			
2	zona			laguna			número							
	estado de la laguna						tramperos							
3	fecha		hora		tipo trampa		nº trampa		punto de captura					
	UTM				cebo		cebo que deja							
	¿qué tiempo hace?													
4	anestésico		dosis		empleo		hora		inducción					
5	nº transponder								nueva					
									recaptura					
6	sexo→			long. total→			ano-meato→							
	edad→			cola→			glándula→							
	peso→			oreja→			color pie→							
	dorso		vientre		pie izdo→		pie drch→							
7	descenso testicular		vulva		mamas		embriones		D I		tamaño embriones			
8	examen visual / parásitos										o r e j a		I D	
	virus		O	H	A	G	D							
9	hora	Tª	r.p.m.	palp	poda	arañ	boca	cefa	desp	observaciones				

FIGURA 3.7.a.- Ficha de laboratorio para la recogida de datos de rata de agua.

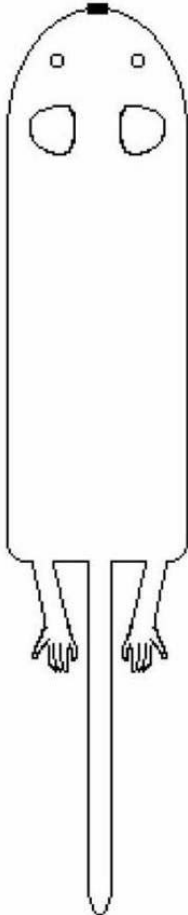


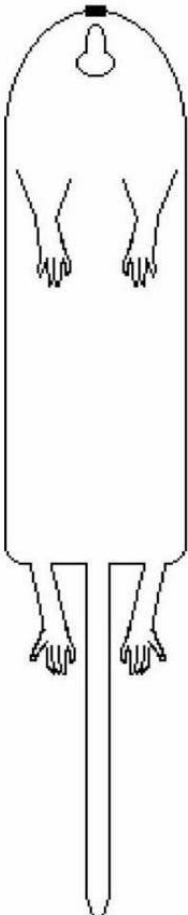
10

muestra oreja	
muestra parásitos	

muestra sangre	
parásitos sangre	

excrementos dieta	
excremen. parásitos	





Observaciones

11

FIGURA 3.7.b.- Ficha de laboratorio para la recogida de datos de rata de agua.



3.2.2.3. PROTOCOLO DE ANESTESIA

El protocolo final de anestesia fue (Figura 3.8):

1.- En primer lugar se saca al animal de su trampa de forma que pase sin contacto con el investigador a una jaula de anestesia.

2.- Una vez en la jaula, se pesa con ella. En una tabla se tiene anotada la dosis de Zoletil 20 para inyectar al animal según su peso (Tabla 3.6).

3.- Se introduce la jaula en una cámara de anestesia en la que hay un algodón impregnado con halotano.

4.- Una vez que el animal se encuentra dormido se extrae la jaula de la cámara y se le inyecta el Zoletil 20, con una jeringuilla de insulina.

5.- Se toman todas las medidas y muestras del animal y se le coloca el transponder.

6.- Una vez terminado el manejo, se deposita al animal en una caja a oscuras, con algodón y comida suficiente. Esa caja es dejada en un lugar silencioso, seco y cálido.

7.- Cuando el animal está completamente despierto es liberado en el lugar de captura.

PESO (g)	ZOLETIL 20	PESO (g)	ZOLETIL 20
50	0,025	160	0,08
60	0,03	170	0,085
70	0,035	180	0,09
80	0,04	190	0,095
90	0,045	200	0,1
100	0,05	210	0,105
110	0,055	220	0,110
120	0,06	230	0,115
130	0,065	240	0,120
140	0,07	250	0,125
150	0,075	260	0,130

TABLA 3.6.- Dosis de Zoletil 20 empleadas en función del peso del animal.



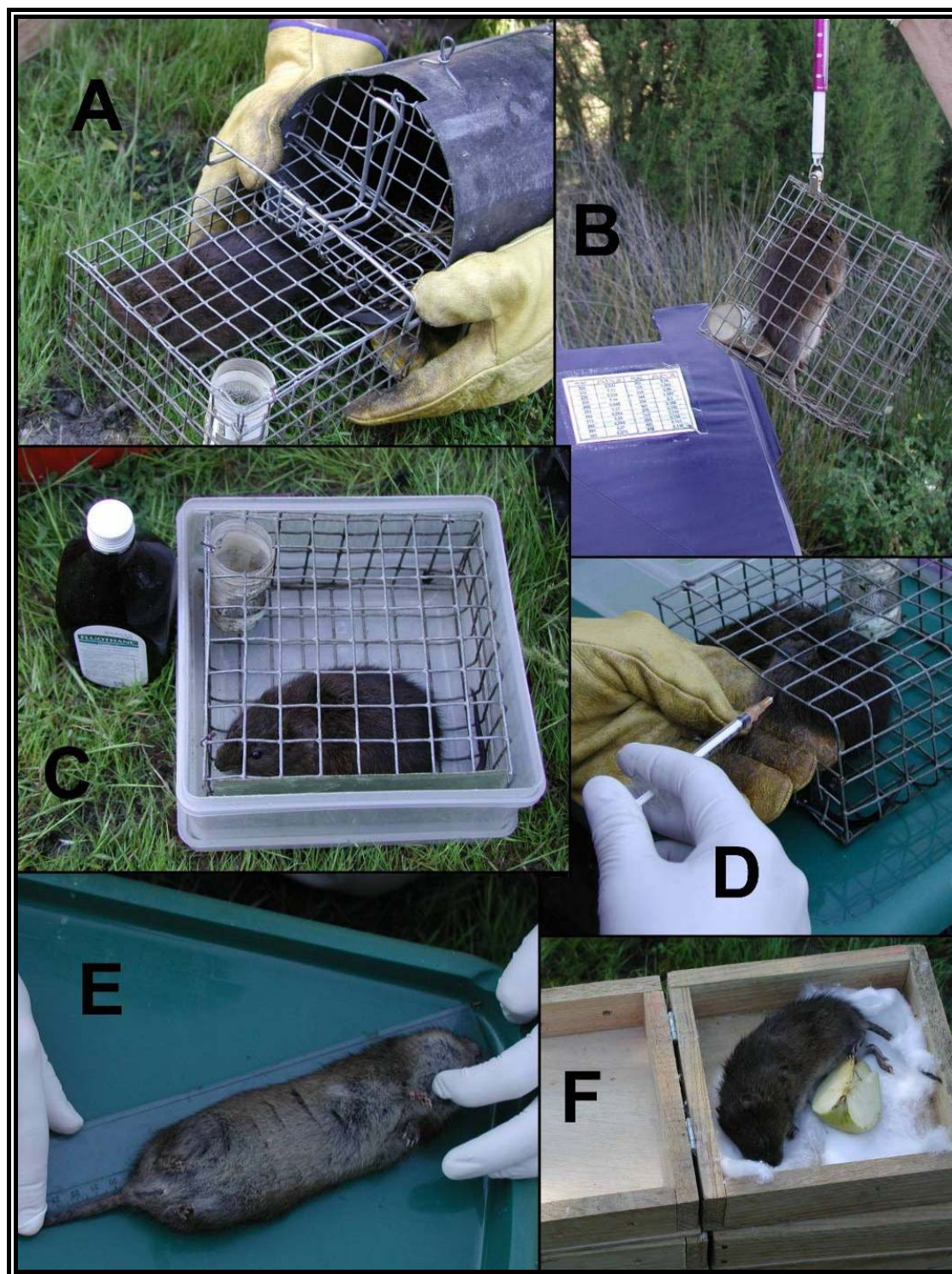
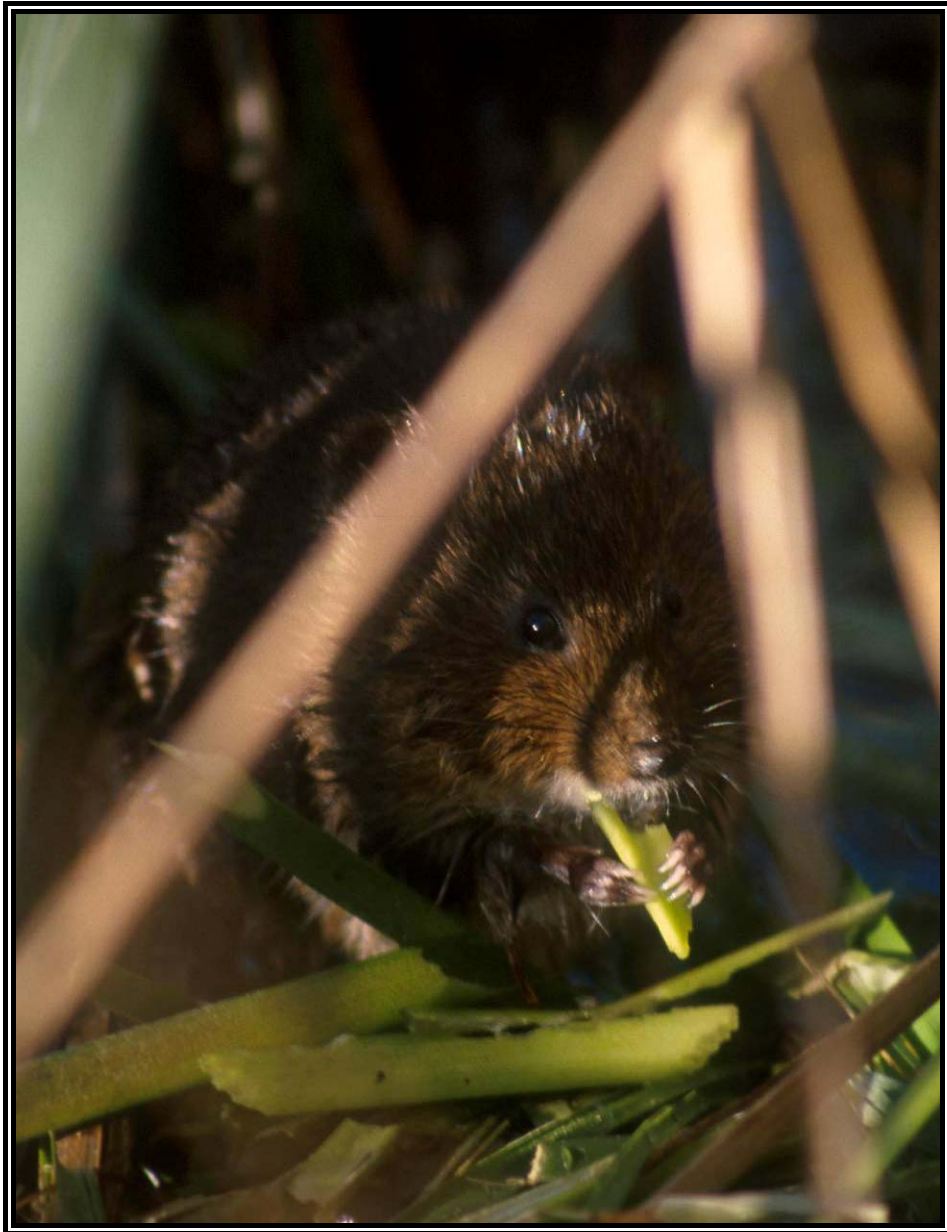


FIGURA 3.8.- Pasos en la anestesia del animal: A. extracción del animal de la jaula de captura; B. pesado de la jaula con el animal para determinar la dosis de anestésico intramuscular; C. cámara para el anestésico inhalante; D. inyección intramuscular del segundo anestésico; E. toma de datos con el animal dormido; F. caja para la recuperación de la anestesia.



4

Alimentación



conclusiones CAPÍTULO 4

7. Las ratas de agua de Doñana se alimentaron principalmente de gramíneas (=poáceas) en todas las épocas del año. Estas constituyeron el 65,3 % de la presencia de restos en heces, y se incrementó en la secuencia invierno-primavera-verano. La dieta se complementó con juncáceas en las colonias situadas en el Parque Nacional y con ciperáceas en el Parque Natural. El consumo de una u otra fue probablemente un reflejo de su presencia en los parches, y ambas perdieron importancia relativa a medida que se incrementaba la de las gramíneas. La dieta resultó muy similar a la detectada en otras localidades aunque presentó una menor diversidad trófica.

4.1

La Alimentación de la Rata de Agua en Doñana

4.1.1. INTRODUCCIÓN

Las adaptaciones encaminadas a la captura y procesado del alimento con el objeto de obtener de él el mayor rendimiento energético nos indican el tipo de dieta de un animal. En el caso de los arvicolinos, diversas características del tracto gastrointestinal, entre las que se encuentran la morfología de los dientes y el gran desarrollo del ciego y el intestino, parecen ser adaptaciones a una alimentación rica en fibra y pobre en proteínas y minerales (Balzli 1985, Gromov y Polyakov 1992).

Los molares de los arvicolinos se caracterizan por ser hipsodontos y arrizodontos, es decir tienen una corona alta y una ausencia de raíces ligada a un crecimiento continuo, adaptados a triturar la vegetación de la forma más eficiente (Carleton 1985, Chaline y Laurin 1986). Si no fuera así tendrían grandes dificultades para aprovechar el contenido citoplasmático de las células y verían reducida su eficiencia (Fortelius 1985). La parte oclusal de los molares es la responsable de moler el alimento y pequeñas variaciones en su morfología pueden afectar al aprovechamiento del alimento, hasta el punto de que estas estructuras son heredables y sometidas a selección (Chaline y Graf 1988, Chaline et al. 1999, Ruiz-Bustos 2002). Las ratas de agua presentan una estructura molar ancestral y poco compleja, lo que se relaciona con su forma de vida ligada a las inmediaciones del agua, donde la abundancia de hierba es estable y su textura menos dura (Chaline y Laurin 1986, Ruiz-Bustos 1999, Ruiz-Bustos y Cantal 1999).

Tan solo en dos zonas se ha estudiado la dieta de la rata de agua: el Delta del Ebro (Ventura et al. 1989) y el sur de Navarra (Garde y Escala 2000), ambas a través del análisis de contenidos estomacales de animales trampeados. En el presente capítulo se pretende describir la dieta de la rata de agua en diversas localidades de la comarca de Doñana a lo largo de un ciclo anual y compararla con los estudios previos existentes.



4.1.2. MATERIAL Y MÉTODOS

Se ha abordado el estudio de la dieta a partir de excrementos recogidos en 5 colonias de rata de agua distribuidas por la comarca. Tres correspondían a lagunas situadas en el segundo sistema eólico, dos de ellas en el Abalarío (Lucena y Carrizosa) y una en la Reserva Biológica (Zalagalano), las otras dos eran junqueras ligadas a caños en la vera (Las Gangas y Martinazo).

Los excrementos se recogieron en tres periodos del año 2000. En verano, durante el periodo de pausa reproductiva, a finales de otoño, durante el primer pico de máxima reproducción y en primavera en el momento reproductivo principal de año (Capítulo 6.1). Dado que los excrementos pueden permanecer en el campo durante varios meses (Román 2003), se situaron en diversas letrinas de cada parche unas tablas de madera de forma que las ratas de agua defecaran sobre ellas. Así tenemos la certeza de que los excrementos recogidos correspondían a ese periodo (Figura 4.1). Pasados unos días se recogía el material situado sobre las tablas. Los excrementos fueron secados y debidamente etiquetados para almacenarlos hasta su análisis.



FIGURA 4.1.- Excrementos de rata de agua depositados sobre una tabla dejada en una letrina.



Cuando los animales mastican finamente los alimentos, como es el caso de la rata de agua, se requiere el empleo de técnicas histológicas para determinar los pequeños trozos vegetales que aparecen en los excrementos (Baumgartner y Martin 1939, Dusi 1949, Holechek et al. 1982, Butet 1987, Soriguer 1988). El material fue tratado de acuerdo con lo indicado por Baumgartner y Martin (1939) y los fragmentos identificados usando preparaciones microscópicas realizadas previamente con muestras de las plantas. La colección de referencia se ha elaborado con trozos de epidermis extraídas del tallo, hojas y flores de todas las especies vegetales encontradas en cualquiera de las lagunas con una abundancia relativa superior al 1% en cualquier época del año (Macías-Fuentes et al. 2003).

A partir de las heces se prepararon cuatro portaobjetos por lugar y época y en cada uno se observaron 20 campos al microscopio, a 100x, en los que se identificaron microhistológicamente las muestras. Los resultados se exponen en valores de abundancia relativa a nivel de familia.

La diversidad se ha estimado con el índice de Simpson, $D = 1 - \sum p_i^2$, donde p_i es la proporción relativa de cada elemento de la dieta.

4.1.3. RESULTADOS

La rata de agua presenta en Doñana una dieta estrictamente herbívora (Figura 4.2; Tabla 4.1). La mayor parte está compuesta por especies monocotiledóneas (96,1%), entre las que destacan las poáceas (media = 65,3%). Esta ha sido la familia más importante en la dieta de todas las colonias y en todos los momentos del año, salvo en dos casos, invierno (23,6%) y primavera (41,9%) en el Caño de Martinazo. El mayor porcentaje relativo se encontró en la laguna de Carrizosa (87,3%) en verano.

Las juncáceas son las que ocupan el segundo lugar en importancia (media = 20,8%), siendo en promedio mucho más importantes en las colonias situadas en la Reserva Biológica (33,9%) que en las situadas en el Parque Natural (1,01%).



Las cyperáceas, que son las terceras en importancia (media = 9,9%), presentan un patrón inverso a las juncáceas: son consumidas principalmente en las lagunas del Parque Natural (22,1%) y en mucha menor medida en la Reserva Biológica (1,8%).

Como patrón general se observa un incremento en el consumo de poáceas en la secuencia invierno-primavera-verano, debida principalmente al incremento de la presencia de éstas en las colonias de la vera, frente a una tendencia inversa de las juncáceas y las cyperáceas (Figura 4.3).

Las dicotiledóneas tienen una presencia simbólica, siempre inferior al 2%.

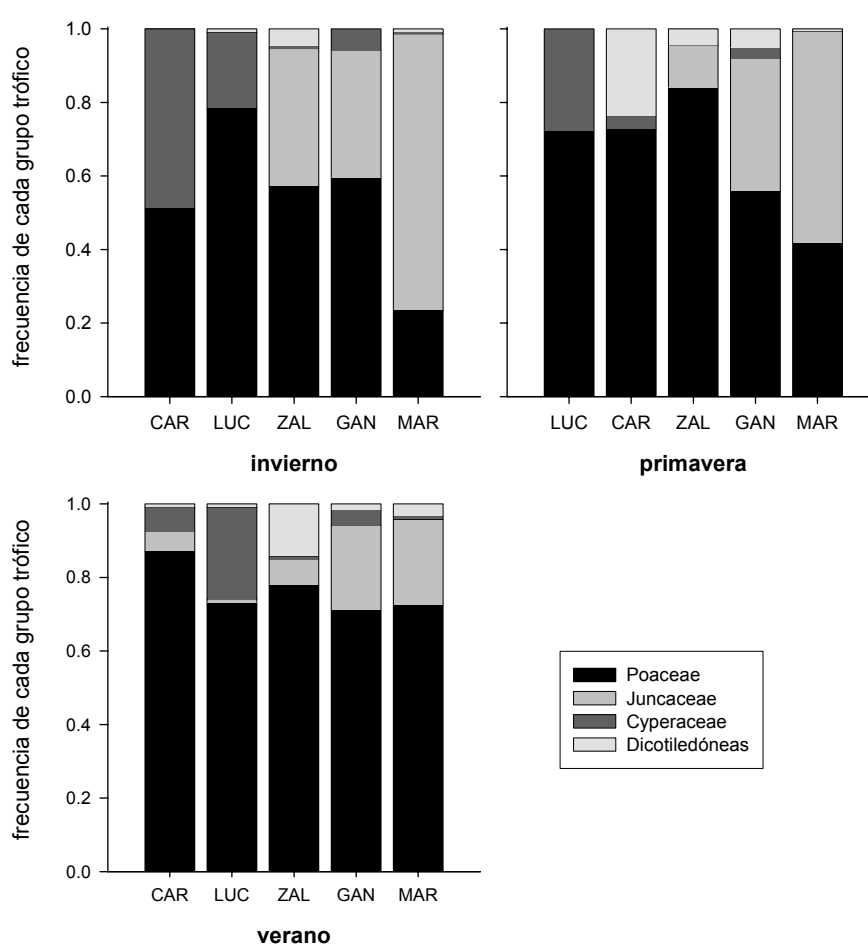


FIGURA 4.2.- Dieta de la rata de agua en distintas lagunas y estaciones.



No se observa ningún patrón claro en la evolución de la diversidad trófica en cada una de las colonias estudiadas (Figura 4.3). La variación en los valores de diversidad es debida a la importancia relativa en cada momento de los principales componentes de la dieta.

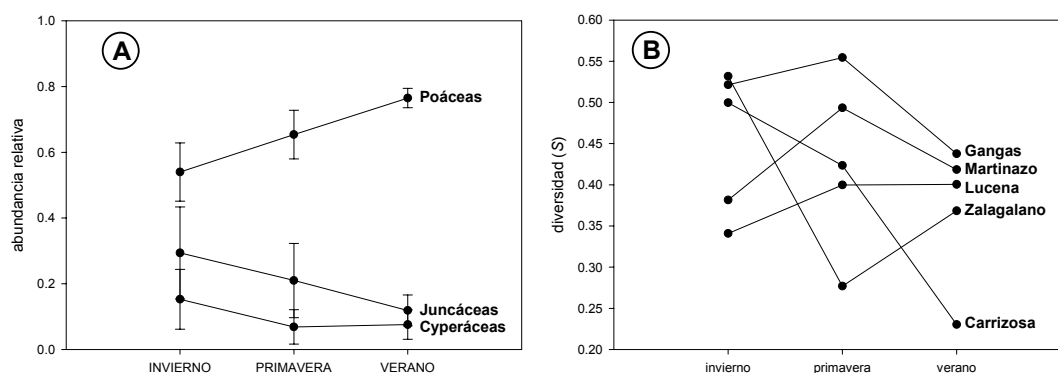


FIGURA 4.3.- A. Evolución de las medias de abundancia relativa de las principales familias consumidas por la rata de agua en Doñana. B. Evolución del índice de Simpson de diversidad trófica en las 5 colonias estudiadas en las distintas estaciones.

4.1.4. DISCUSIÓN

La dieta de la rata de agua en Doñana varió a lo largo del año y en función de las distintas colonias estudiadas, lo que se interpreta como un uso diferencial de las especies más palatables (herbáceas poco duras y en crecimiento activo) en cada momento del año y lugar. Es conocido que los topillos tienden a comer las plantas que son más abundantes en el hábitat donde viven (Zimmerman 1965), seleccionando los momentos en los que éstas presentan un mayor contenido proteico y bajos niveles de inhibidores de la digestión o la reproducción (Lindroth y Batzli 1984, Bergeron y Jodoin 1987, Bucyanayandi y Bergeron 1990). Este tipo de compuestos son más abundantes en las plantas al final de su periodo de crecimiento (Berger et al. 1977), por lo que las ratas de agua adaptan su dieta al crecimiento de las plantas y, de hecho, se ha observado que *Arvicola terrestris* se alimenta de las partes más succulentas (más que otras especies de arvicolinos), cambiando la dieta a medida que lo hace la fenología de las plantas (Gromov y Poliakov 1992). A pesar de ello mantienen una alimentación muy rica en celulosa, con un bajo valor calórico,



lo que unido a su elevado tamaño corporal fuerza a las ratas de agua a consumir elevadas cantidades de alimento, en torno al 85% de su peso diariamente (Drozd et al. 1971, Gromov y Poliakov 1992). Las diferencias entre localidades encontradas en Doñana son seguramente un reflejo de las comunidades de plantas dominantes en los distintos parches y en las distintas épocas. La práctica ausencia de juncáceas en la dieta de las colonias del Parque Natural y de cyperáceas en el Nacional son un reflejo de la escasez de cada uno de estos tipos de vegetación en las lagunas. La variedad de dietas observada entre las distintas colonias estudiadas es probablemente un reflejo de la variedad de situaciones de crecimiento de la vegetación.

	Doñana	Delta del Ebro	Navarra
DICOTILEDÓNEAS	3,99	6,36	12,1
Ranunculaceae	0,16	-	-
Chenopodiaceae	-	2,86	-
Malvaceae	1,58	3,05	1,6
Brassicaceae	0,05	-	-
Primulaceae	0,05	-	-
Fabaceae	-	-	4
Lythraceae	0,19	-	-
Onagraceae	-	-	2
Euphorbiaceae	-	0,27	-
Labiataeae	0,06	-	-
Rubiaceae	0,36	-	-
Asteraceae	1,54	0,18	4,5
MONOCOTILEDÓNEAS	96,1	93,58	87,9
Juncaceae	20,77	6,83	2
Cyperaceae	9,94	-	16,8
Poaceae	65,3	40,00	51,6
Typhaceae	-	46,11	17,5
Iridaceae	-	0,64	-
Índice de Simpson	0,52	0,62	0,67

TABLA 4.1.- Frecuencia relativa de las distintas familias de plantas comidas por las ratas de agua en Doñana, comparadas con las observadas en otros estudios.

A pesar de las diferencias observadas según las colonias y los momentos del año, la dieta de las ratas de agua de Doñana fue más estenófaga que la de las del Delta del Ebro o Navarra (Tabla 4.1). En todos los estudios fue destacable la importancia de las poáceas, destacando además en el Delta del Ebro *Typhaceae* como principal recurso. Este



importante uso refleja seguramente su importancia en el conjunto de la flora de la zona. La ausencia en Doñana de este grupo está motivada por la ligazón de estas especies con la marisma, lugar en el que las ratas de agua no están presentes.



5

Hábitat



conclusiones CAPÍTULO 5

8. A un nivel de estructuras paisajísticas fácilmente identificables se ha detectado la presencia de ratas de agua en lagunas y navazos (temporales y permanentes), arroyos, junqueras y caños de la vera, así como en algunos corrales interdunares. Estos constituyen los parches de hábitat en los que se establecen las colonias, pues son los únicos lugares donde la hierba crece de forma abundante.

9. Dentro de los parches, las ratas de agua ocuparon las zonas con mayor cobertura vegetal, principalmente de herbáceas y helófitos, mostrándose indiferentes a la presencia de alimento. Ello fue debido a que dentro del parche el alimento se encuentra más homogéneamente distribuido.

10. Esta selección de las zonas de mayor cobertura se relacionó con la percepción que las ratas tienen de estos lugares como refugios frente a la depredación. Los componentes de este refugio fueron la cobertura y la altura de la vegetación, así como la distancia a la orilla. Las ratas ocuparon preferentemente las zonas centrales de los parches, lo que se relaciona también con el incremento de la depredación que se produce en los ecotonos.

11. Esta preferencia por los lugares con mayor refugio se mantuvo constante a lo largo del año. A un nivel de tipología de individuos, los machos adultos no presentaron diferencias en la selección de hábitat entre los animales de mayor o menor tamaño. Las hembras sí mostraron diferencias en función del tamaño, ocupando las hembras más grandes las zonas de mayor calidad de hábitat que las hembras de menor tamaño.

12. Durante la elaboración del estudio nos encontramos con situaciones en las pudimos observar la respuesta de las ratas de agua a las alteraciones sobre el hábitat. Estas pueden ser consideradas experimentos naturales que confirman las inferencias del estudio observacional. En este sentido, las alteraciones en el hábitat ocasionadas por el exceso de ganado provocaron la desaparición o evitaron la ocupación de las lagunas o junqueras por colonias de rata de agua.

5.1

El Hábitat de la Rata de Agua en Doñana

5.1.1. INTRODUCCIÓN

El hábitat se ha definido de muchas maneras, entre ellas como “la localidad, sitio o tipo particular de ambiente ocupado por un organismo” (traducción del original en inglés) (Lincoln et al. 1998). No obstante, la elección del hábitat no se lleva a cabo por la especie como tal sino por los distintos individuos, de forma que el hábitat ocupado por una especie es la suma de un conjunto de “decisiones particulares” de carácter individual (Fretwell y Lucas 1970, Boyce y McDonald 1999). Se asume que los individuos que se asientan en el tipo de hábitat más adecuado aumentan su eficacia biológica (Van Horne 1983, Morris 1996), por lo que el comportamiento de la especie se centra en uno o unos ambientes determinados que son, en última instancia, los lugares donde conseguir suficiente alimento, evitar la depredación, reducir las presiones competitivas (intra o interespecíficas) o diversos motivos circunstanciales, como pueden ser la disponibilidad de un tipo de sustrato donde excavar una galería o un hueco en un árbol para situar un nido (Fretwell y Lucas 1970, Fretwell 1972, Southwood 1977, Rosenzweig 1981, Rosenzweig 1985, Getz 1985, Tellería 1991, Hughes et al. 1994, Morris 2003a, 2003b).

La supervivencia de los arvicolinos está fuertemente condicionada por la capacidad de escapar a la depredación que, a falta de otras armas, va a radicar en la habilidad de ocultarse y pasar inadvertida (ver Capítulo 8.1). De hecho la mayor parte de los autores (Hansson 1982, Lawton y Woodroffe 1991, Ostfeld et al. 1985, Getz 1985, Lin y Batzli 2001, Carter y Bright 2003) identifican la disponibilidad de refugio frente a los depredadores, especialmente los aéreos (Birney et al. 1976, Longland y Price 1991), como uno de los principales elementos configuradores del hábitat de los arvicolinos. Por otro lado su estenofagia (Ventura et al. 1989, Garde y Escala 2000, Ventura 2004, Capítulo 4.1) provoca que la reproducción se encuentre condicionada por la presencia de vegetación herbácea en crecimiento activo (Capítulo 6.1). Por tanto refugio y alimento se



postulan como los principales condicionantes de la selección de hábitat por las especies de arvicolinos (Getz 1985, Gromov y Polyakov 1992).

En el presente capítulo se ha abordado el estudio del hábitat ocupado por la rata de agua a diferentes escalas. Una primera aproximación se ha realizado a escala paisajística. En ella se pretende identificar qué estructuras del paisaje son las potencialmente ocupables por la rata de agua dentro de la diversidad de morfologías espaciales existentes en su área de distribución en Doñana. Estas estructuras serán las que servirán para definir los “parches” de hábitat. Una segunda aproximación se ha realizado ya dentro del ámbito de los parches. En ella se pretende discernir que factor (alimento, refugio o ambos) condiciona la presencia de las ratas de agua en uno u otro lugar del parche. La última aproximación se centra en el nivel del tipo de los individuos, intentando identificar si existen diferencias entre la calidad del hábitat ocupado en función de su sexo y dominancia.

5.1.2. MATERIAL Y MÉTODOS

Para la delimitación de los parches de hábitat potencial, se ha utilizado el conocimiento previo sobre la comarca, fruto de 10 años de trabajo de campo y de miles de puntos de muestreo en búsqueda de excrementos de mamíferos (principalmente conejo), así como estudios previos generales sobre distribución de vertebrados (Valverde 1960, 1967, Román et al. 1999) o particulares sobre la rata de agua (Fedriani et al. 2002). A todo este bagaje hay que sumarle el intenso seguimiento realizado en los últimos 6 años buscando ratas de agua por la comarca.

Una vez definidos los parches, la estructura vegetal dentro de ellos viene dada principalmente por la presencia de especies de herbáceas o helófitos permanentes y de matorral. Entre los primeros existen especies que pueden secarse o no en el periodo estival, pero en ambos casos mantienen su carácter de refugio. Pertenecen principalmente a los géneros *Juncus*, *Scirpus*, *Imperata* y *Agrostis* y su distribución, así como el grado de desarrollo o protección, va a depender de diferentes factores (disponibilidad hídrica, pastoreo, etc.). Todos ellos constituyen además la base de la dieta de la rata de agua (ver Capítulo 4.1), aunque no se encuentran disponibles (=verdes) por igual en las distintas



épocas del año. En el clima mediterráneo que caracteriza la comarca de Doñana, la época crítica en la que se encuentra un menor número de especies de plantas en crecimiento activo es el verano, y es por tanto esta época en la que el alimento tiene más probabilidades de ser un recurso limitante.

Con el objeto de abordar la segunda aproximación, durante el verano de 2003, se generaron 500 puntos al azar separados un mínimo de 35 m (dos veces la media entre dos capturas sucesivas de un mismo individuo en verano) sobre parches en los que se tenía constancia de la presencia de la especie. En cada uno de los puntos se estimó en un radio de 5 m, la cobertura de herbáceas y helófitos (en 4 niveles: 1 < 25%, 2 entre el 25-50%, 3 entre el 50-75% y 4 > 75% de cobertura), la altura modal (en cm), la cobertura de matorral (en 3 niveles) y la disponibilidad de herbáceas o helófitos verdes (en 3 niveles). En 72 puntos se encontraron indicios recientes de rata de agua, por lo que se ha contado con una base de datos con los 72 puntos positivos y los primeros 72 negativos. Se ha construido un modelo con distribución binomial y un enlace logístico. Como predictores se han introducido en el modelo la cobertura y altura de las herbáceas o helófitos, la cobertura de matorral y la disponibilidad estimada de alimento.

Con el objeto de detectar la presencia de variabilidad temporal en los resultados (tercera aproximación) se han empleado las 1.800 capturas realizadas estacionalmente a lo largo de dos años de estudio en las 5 lagunas trampeadas periódicamente y con presencia constante en ese periodo. Estos se han comparado con 1.800 puntos generados al azar dentro de estas lagunas con una distribución temporal y espacial idéntica a la de los trampeos. Por ejemplo, si en una laguna determinada y en una estación determinada se realizaron 50 capturas, se han generado 50 puntos al azar para esa misma estación y laguna. Dado que la georeferenciación de las capturas se realizó con un GPS, a los 3.600 puntos se les ha estimado un buffer de 13 m de radio. Con éste se tiene una certeza del 95% de que la captura real se encuentra dentro de ese buffer (ver Capítulo 3.1). Paralelamente y con el uso de un GIS (ArcView 3.2) se han dibujado dentro de cada laguna las zonas con características similares de cobertura y altura de herbáceas/helófitos, que se han medido en el campo.

Se ha construido un modelo en el que como predictores se han introducido los valores de cobertura media y altura media de la vegetación dentro del buffer. También se



estimaron los valores de diversidad de coberturas y alturas, con el objeto de ver si las ratas de agua seleccionan zonas más uniformes frente a otras más heterogéneas. La diversidad se ha estimado con el índice de Simpson, $D = 1 - \sum p_i^2$, donde p_i es la proporción de cada estructura dentro del buffer. Se ha empleado el índice de Simpson pues mantiene baja sensibilidad al tamaño muestral (Magurran 1989).

Se ha incluido también en el modelo la distancia a la que se encontraba la captura con respecto la orilla más cercana. Esta se relaciona con la capacidad de inundación de la laguna que por norma general es mayor en zonas más alejadas de la orilla, y variable con las estaciones y los años.

Se ha construido un modelo en el que la variable dependiente ha sido binomial (captura/aleatorio) con un enlace logístico. Como predictores se han evaluado en el modelo los efectos simples de los factores y las interacciones con la estación (primavera, verano, otoño o invierno).

En la siguiente aproximación al hábitat se ha planteado si existen diferencias entre distintas categorías de individuos adultos. Dado que parece esperable una correlación positiva de dominancia entre los animales adultos en función de su tamaño (Turner y Iverson 1973, Sah 1998, Gosling et al. 2000, Luque-Larena et al. 2001), se ha analizado la posibilidad de que dentro de este colectivo puedan existir diferencias en el hábitat empleado por los animales en función de este valor. El modelo se ha construido con los valores disponibles en la base de datos de capturas de animales adultos (1.276 capturas) en las cinco lagunas sometidas a seguimiento estacional durante dos años. A cada captura se le ha calculado un índice de calidad de hábitat, obtenido a partir del modelo anterior mediante la fórmula:

$$(5.1) \quad IQ = \frac{e^{a+bx_1+cx_2+\dots+nx_n}}{1 + e^{a+bx_1+cx_2+\dots+nx_n}}$$

donde, a, b, c, \dots, n son parámetros estimados por el modelo y x_1, x_2, \dots, x_n son los valores medios de cada una de las variables significativas estimados en el buffer de 13 m alrededor de cada captura. Los valores de IQ se distribuyen entre 0 y 1, indicando los valores cercanos a 1 las mayores calidades de hábitat. Hemos asignado a los animales con un $IQ > 0,5$ el valor de 1 y a los que tenían un $IQ < 0,5$ el valor de 0. De esta forma el modelo



estima la probabilidad de que la captura de un animal se sitúe en una zona de alta o baja calidad. Al igual que en los modelos anteriores, la variable ha sido binomial (alta calidad, baja calidad). Como predictores se han evaluado en el modelo los efectos de la estación (primavera, verano, otoño o invierno), el sexo (macho o hembra) y el peso (variable continua), así como todas las posibles interacciones por lo que el modelo se ha construido con una distribución binomial y un enlace logístico.

Debido a que en todos los modelos se han usado datos procedentes de diversos parches y, en la mayor parte de los casos, dos años de trampeo, los puntos dentro de cada parche y los trampeos de cada año no son estadísticamente independientes, por lo que se han empleado Modelos Mixtos Lineales Generalizados, usando el GLIMMIX procedure del paquete estadístico SAS (SAS statistical Package version 9.1; SAS 2003). Como variables aleatorias se han usado el código de cada laguna y el año hidrológico de estudio. Como indicador de ajuste de los datos a las asunciones de los modelos utilizados se ha contado con la sobredispersión, que indica un buen ajuste cuando el valor se aproxima a 1.

5.1.3. RESULTADOS

A lo largo de todo el periodo de estudio y a un nivel de estructuras paisajísticas fácilmente identificables, se ha detectado la presencia de ratas de agua en lagunas y navazos (temporales y permanentes), arroyos, junqueras y caños de la vera, así como en algunos corrales interdunares. No se han encontrado ratas de agua en zonas de matorral o dunas alejadas de los lugares citados.

Durante el periodo estival los sitios con indicios de presencia de la especie presentaron una cobertura de helófitos y herbáceas permanentes superior al 75% ($3,5 \pm 0,9$; media \pm SD; $F_{[1,139]}=9,72$, $p=0,0022$) que las zonas sin ratas que presentaron una cobertura media entre el 25-50% ($1,6 \pm 0,7$). La altura de la vegetación en las zonas ocupadas se situó en $69,4 \pm 27,9$ cm frente a los $29,3 \pm 16,0$ cm de las zonas sin presencia de ratas de agua ($F_{[1,139]}=8,68$, $p=0,0038$) (Figura 5.1). Ni la disponibilidad de alimento ($F_{[1,139]}=0,14$, $p=0,71$) ni la cobertura del matorral ($F_{[1,139]}=2,47$, $p=0,12$) dentro de los parches entre zonas con presencia o con ausencia tuvieron un efecto significativo.



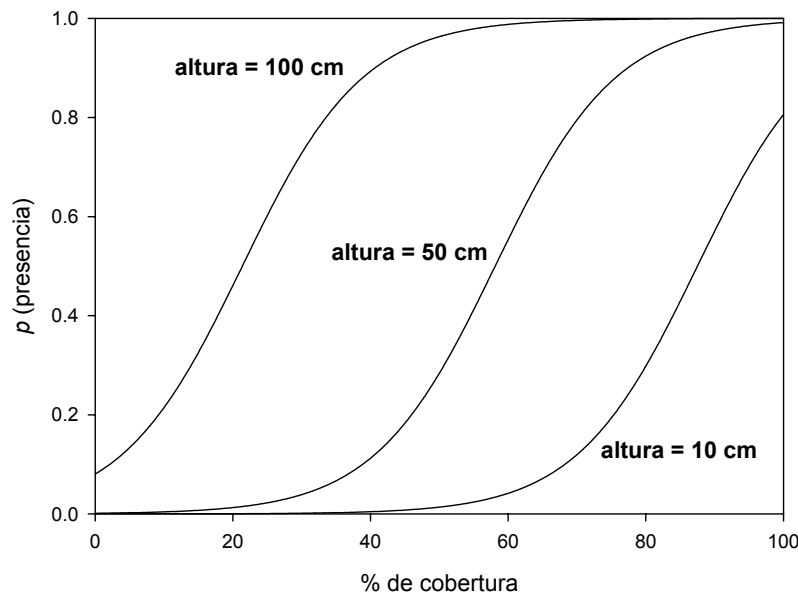


FIGURA 5.1.- Probabilidad de detectar la presencia de indicios de ratas de agua en función de la cobertura y altura de la vegetación en parches ocupados. Dentro del parche, si este se encuentra ocupado, las zonas con mayor cobertura y altura de la vegetación serán las que presenten una mayor probabilidad de que la colonia se sitúe allí.

Dentro de las lagunas de trampeo estacional y a lo largo de un ciclo anual, las ratas de agua presentaron un patrón semejante de selección de hábitat al observado sólo en el periodo estival. Los puntos con capturas presentaron una cobertura estimada superior al 75% ($3,2 \pm 0,7$) mientras que los puntos aleatorios se encontraron en coberturas entre el 50-75% ($F_{[1,3574]}=56,94$, $p<0,0001$). La altura media de la vegetación fue también mayor en las zonas con capturas ($87,5 \pm 38,5$ cm) que en los puntos generados al azar ($60,2 \pm 37,9$ cm) ($F_{[1,3574]}=4,21$, $p=0,04$). También resultó significativo el efecto de la distancia a la orilla ($F_{[1,3574]}=44,15$, $p<0,0001$), situándose de media a $22,0 \pm 13,1$ m los individuos trampeados, frente a los $14,9 \pm 11,5$ m de las localizaciones aleatorias. Todos los efectos fueron positivos y no se observaron variaciones en función de la época del año.

Por último los machos adultos de rata de agua tuvieron una mayor probabilidad de ser capturados en hábitat de alta calidad que las hembras (sexo: $F_{[1,1255]}=17,48$, $p<0,0001$), sin que existieran variaciones en función de su tamaño. Ello fue debido a que las hembras adultas más pequeñas tuvieron una menor probabilidad de encontrarse en hábitats de alta calidad que las hembras más grandes (sexo*peso: $F_{[1,1255]}=17,75$, $p<0,0001$).



5.1.4. DISCUSIÓN

Identificación de parches de hábitat potencial

A escala de paisaje las ratas de agua de Doñana se encontraron presentes siempre en los lugares en los que existe un crecimiento de helófitos o herbáceas permanentes. La hierba es un recurso escaso en los cotos y dunas de Doñana, creciendo básicamente en zonas bajas en las que el nivel de la capa freática se encuentra relativamente cerca de la superficie o en las que la presencia de caracteres particulares de los horizontes superficiales permite el encharcamiento temporal, mientras que ocupa la mayor parte de la superficie de la vera y la marisma (García-Novo et al. 1978, Borja y Díaz 1987). En los cotos, la acumulación de agua da lugar a lagunas temporales que presentan límites espaciales muy evidentes, lo que nos permite definirlas claramente como parches de hábitat potencial. En las visitas realizadas para buscar ratas de agua en estas lagunas los indicios encontrados se situaban agrupados, pudiéndose inferir de ello que un solo grupo de animales socialmente relacionados ocupaba cada parche. La excepción se encontró sólo en la mayor de las 221 lagunas seguidas periódicamente (Las Pajas, 33,8 has.) donde en ocasiones se detectó la presencia de más de un núcleo ocupado.

En la vera, las ratas de agua se distribuyen situándose en junqueras y zarzales de los caños. En este punto queda la duda sobre si considerar la vera como un parche único con múltiples colonias de ratas de agua o considerar a cada junquera o zarzal como un parche independiente. La distribución agrupada de los indicios es concordante con la presencia de una colonia de ratas de agua en cada junquera o zarzal. En el presente estudio se ha optado por la segunda opción, pues consideramos que es funcionalmente más adecuada.

De esta forma los parches potencialmente ocupables por la rata de agua en las parcelas de estudio han sido las lagunas temporales y las junqueras y zarzales de la vera. Dentro de cada uno de ellos los animales mantienen unidades reproductoras (colonias) en las que la agregación espacial tiene consecuencias fundamentales en la dinámica de la especie (Wiens 1997, Hanski 1999).



Efecto del alimento dentro del parche

A pesar de que la disponibilidad de alimento fue la variable que definió los parches en el área de distribución de la rata de agua, dentro de los parches y en el periodo estival (que es el que presenta una menor disponibilidad trófica) la ausencia de efecto de la disponibilidad de vegetación en crecimiento activo (=verde) en la ubicación de las colonias, fue debida a que en los parches la disponibilidad de herbáceas/helófitos verdes se encuentra distribuida de forma más o menos homogénea. En este periodo fueron las variables relacionadas con una mayor cobertura las elegidas por las ratas de agua para instalar sus colonias. De hecho un mayor desarrollo de la vegetación se relaciona con periodos de senescencia en las plantas que provocan un almacenamiento de reservas en las raíces y un descenso del crecimiento de tallos y hojas (Terradas 2001), pudiendo ser más productivas las zonas menos desarrolladas.

Efecto de la estructura de la vegetación

Tres características parecen ser las seleccionadas por la rata de agua para establecer sus colonias: la cobertura y altura de la vegetación y la distancia a la orilla (Figura 5.2), sin que exista una variación temporal en el uso de cada una de ellas.

La estructura espacial definida por los dos primeros factores tiene, indudablemente, una relación con la percepción que la especie tiene de estos lugares como protección frente a la depredación (Bowers 1988, Díaz 1992, Lagos et al. 1995). El tercer elemento, distancia a la orilla, resulta menos evidente y encontramos 3 posibles causas que pueden estar explicando el uso de estas zonas a lo largo del año.

Las zonas más alejadas de la orilla son, a priori, las más inundables lo que las convierte en lugares con unas condiciones microclimáticas particulares, derivadas de la mayor humedad. En nuestro caso podrían ser seleccionadas por la rata de agua para paliar el efecto del fuerte calor característico de la comarca. Sin embargo, este calor no es constante a lo largo del año, mientras que el uso de estas zonas sí, por lo que la presencia de humedad no parece justificar esta selección.

En segundo lugar puede ser esperable que una mayor humedad derive en una mayor productividad de hierba, principalmente en periodo estival. Ya se ha indicado que la presencia de hierba verde no resulta ser un recurso seleccionado a la hora de establecer



la colonia dentro de los parches. Por otro lado, en las lagunas estudiadas muchas de las zonas de mayor inundabilidad se caracterizan por la presencia de *Scirpus lacustris*, que es habitualmente ingerido por las ratas de agua cuando se encuentra en crecimiento activo. Esta especie vegetal es una de las que presenta mayor desarrollo y, cuando en verano la parte aérea se seca, crea una capa de materia vegetal muerta que impide el paso de la luz hasta el suelo de la laguna. La hierba aparte de agua necesita sol para desarrollarse y, de hecho, las zonas con *Scirpus lacustris*, presentan muy poca cantidad de hierba, por lo que no parece que la disponibilidad trófica justifique tampoco el uso de estas zonas más inundables.

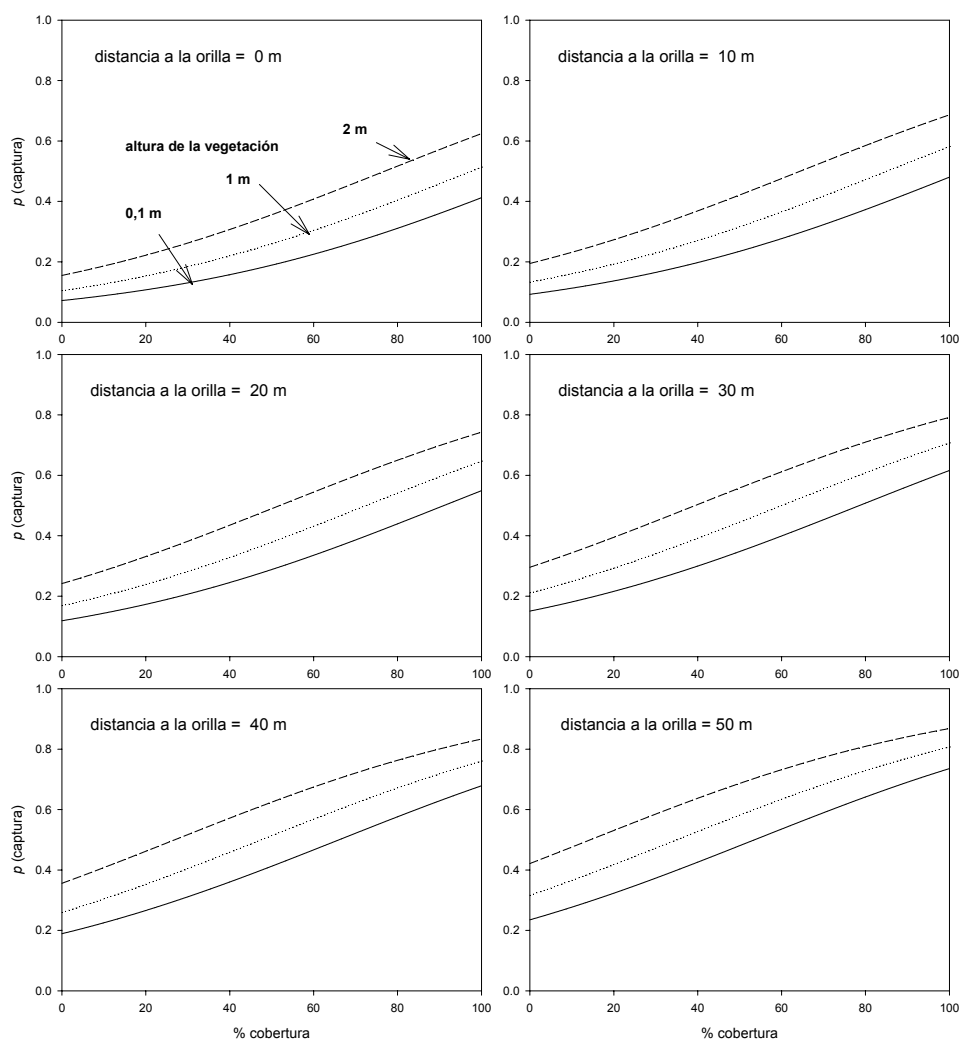


FIGURA 5.2.- Probabilidad de captura de ratas de agua en función de diferentes situaciones de cobertura, altura e inundabilidad de cada zona de una laguna.



La tercera opción iría, de nuevo, en la línea de evitar la depredación. Las 5 lagunas y junqueras que se han estudiado presentan límites precisos. En el caso de las lagunas entre lo que sería el vaso lagunar y el matorral y, en las junqueras, entre la mancha de juncos y el pastizal de la vera, convirtiéndose estos límites en ecotonos claramente definidos. Los ecotonos son lugares en los que la depredación se ve incrementada (Paton 1994, Heske 1999, Lidicker 1999, Fagan et al. 1999, Lombardi et al. 2003), habiéndose detectado efectos sobre la selección de hábitat o el éxito reproductor de especies presa (Paton 1994, Manson et al. 1999). Las ratas de agua podrían reducir la depredación evitando las zonas cercanas al borde de la laguna.

El hábitat a nivel de individuo

En Doñana son abundantes los depredadores capaces de excavar, como el tejón, el zorro o el meloncillo (Valverde 1960, 1967, Villafuerte 1994, Román et al. 1999) lo que unido al sustrato arenoso y la disposición de los nidos de rata de agua, a sólo unos 20 cm de profundidad (Román 2003), hace que sean muy vulnerables a las especies cavadoras.

Durante el periodo reproductor el parche puede presentarse parcialmente inundado o con el freático muy cercano a la superficie, provocando que las hembras deban desplazarse hacia las orillas para poder construir en seco las cámaras de cría. Este acercamiento a la orilla incrementa la vulnerabilidad a la depredación por carnívoros terrestres, por lo que la seguridad del nido va a depender de la disposición en zonas difícilmente excavables, que van a ser las que cuentan con una mayor cobertura vegetal, acúmulos de palos o matas de matorral (Capítulo 6.1). De hecho todos los nidos depredados encontrados durante la realización de este estudio (n=9) se encontraban situados cerca de las orillas de las lagunas en zonas no protegidas. Es esperable, por tanto, que las hembras intenten situarse en la franja que permita excavar una cámara de cría segura y seca, estando lo más alejada posible de la orilla, por lo que la disponibilidad de lugares seguros, que son los que presentan una mayor cobertura, se postula como un elemento limitante.

Está ampliamente reconocido que las hembras de arvicolinos establecen normalmente territorios como resultado de la competencia por los recursos (Ostfeld 1990, Wolf 1993), siendo normalmente la disponibilidad de alimento y la defensa del nido para prevenir el infanticidio, las causas propuestas como principales responsables (Ostfeld 1990,



Wolf 1993, Wolff y Peterson 1998). En Doñana, las hembras adultas más grandes o dominantes (Sah 1998), ocupan las áreas con una mayor calidad de hábitat (=mayor refugio) que las hembras adultas más pequeñas. Los datos sugieren la posible presencia de territorialidad en las hembras, que se establecería como defensa de los lugares de cría frente a los depredadores y excluyen de ellos a las hembras subordinadas, hipótesis que fue ya planteada por Jeppson (1990) para *Arvicola terrestris* en pastizales en Suecia.

Al igual que ocurría con las hembras es esperable que los machos adultos sean dominantes sobre los animales de menor tamaño. En nuestra zona de estudio, los machos adultos ocupan zonas con la misma calidad de hábitat, independientemente de su tamaño (Figura 5.3), esta menor selección del hábitat por parte de los machos ha sido también observada para las *Arvicola terrestris* en el Reino Unido (Woodall 1993). Una vez seleccionado el lugar de la colonia en función de su seguridad, el pequeño tamaño y el carácter limitado y aislado de éstas en Doñana hace que las hembras sean el recurso limitante para los machos, por lo que estos ocuparían el espacio adaptándose a la disponibilidad de hembras (Ims 1987, Ostfeld 1990).

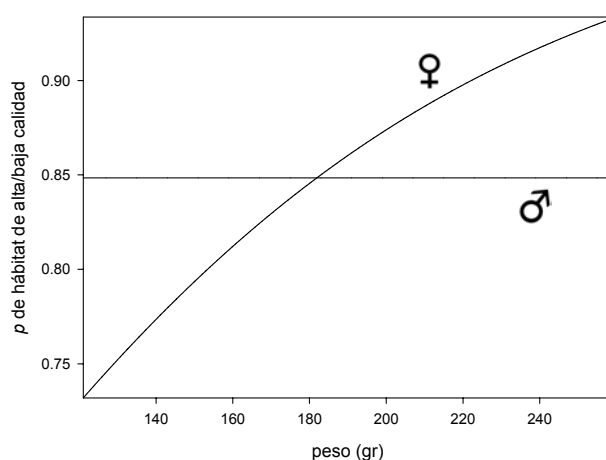


FIGURA 5.3.- Probabilidad de captura de ratas de agua en hábitat de alta o baja calidad en función del sexo y el tamaño de los animales.

Escapar de la depredación

Los distintos autores coinciden en destacar la presencia de un curso permanente y de aguas lentas como el principal elemento configurador del hábitat de la rata de agua, asignando una importancia menor (y no comentada por todos) a la presencia de abundante vegetación herbácea y orillas lo suficientemente blandas como para ser



excavadas. (Graells 1897, Cabrera 1914, Didier y Rode 1935, Saint-Girons 1973, Reichstein 1982, Castién y Mendiola 1985, Gosàlbez 1987a, Gosàlbez 1987b, González y Román 1988, Ventura 1988, Castells y Mayo 1993, Garde y Escala 1993b, Román 1996, Moreno y Balbontín 1998, Saucy 1999, Soriguer et al. 2001, Ventura 2002, Ventura 2004, Román 2005, Herrero et al. 2005). Tan sólo dos autores mencionan la presencia de poblaciones alejadas de ríos, lagunas o marismas. Por un lado Castién y Mendiola (1985) comenta que puede ser localizada “alejada de los cauces, colonizando prados húmedos o áreas algo turbosas”, y por otro Fedriani et al. (2002) mencionan que en Doñana la especie llega a vivir en lagunas y caños secos distribuidos por la comarca y que pueden permanecer sin agua durante periodos de varios años. Por último, sólo dos autores mencionan la importancia de la cobertura vegetal como refugio para la especie frente a los depredadores. A la hora de definir el hábitat de la especie Graells (1897) comenta que entre las zonas con agua prefiere “las que tienen herbosas sus márgenes para resguardarse de las asechanzas de sus enemigos” y Fedriani et al. (2002) comparan cuatro lagunas durante el verano entre puntos con indicios de presencia de la especie y puntos sin presencia dentro de la misma laguna, encontrando que los indicios se localizan en zonas con mayor cobertura.

El clima mediterráneo, caracterizado por la presencia de sequía estival, así como las características del sustrato de la comarca de Doñana, suelo arenoso fuertemente permeable, hace que la presencia de agua constante sea una excepción en el paisaje. Lo habitual es que el agua esté presente en la marisma, lagunas y cauces temporales sólo en épocas de lluvias (de octubre a mayo), estando su permanencia condicionada a las características del año en cuestión. Así es habitual que existan varios años en los que no se recoja agua en los vasos lagunares ni en la marisma. Por tanto, las ratas de agua de Doñana deben subsistir sin el principal recurso considerado por la mayor parte de los autores a la hora de describir su hábitat y se ha sugerido que deben presentar mecanismos que permitan su supervivencia frente a las sequías (Fedriani et al. 2002). Esta aparente singularidad del hábitat ocupado por las ratas de agua en Doñana frente al hábitat ocupado en el resto de su distribución quizá no sea tal cuando nos preguntamos qué significa, o qué le aporta a la especie, el hecho de que haya agua.

La rata de agua presenta caracteres intermedios entre las especies claramente adaptadas al agua (que tienen por ejemplo cola aplanada o membranas interdigitales), y



las subterráneas (de pequeño tamaño y con la cola corta) (ver Capítulo 1.3). Aunque normalmente viven ligadas al agua y se sumergen habitualmente en ella, se aparean en tierra, sitúan las cámaras de cría en suelo firme, se alimentan de la vegetación de las orillas, etc. (Ventura 2002, 2004). Por tanto, el agua se convierte en un lugar utilizado exclusivamente para los desplazamientos y, lo que es más importante, para huir de los depredadores sumergiéndose. En tierra la rata de agua evita la depredación refugiándose en la densa vegetación y huyendo a través de la red de caminos y galerías que construye y mantiene (Román 2003, presente estudio). De hecho, y a pesar de que el tamaño de la rata de agua convierta a esta especie en altamente apetecible por los depredadores (Valverde 1967) y le haga formar parte de la dieta de multitud de ellos (Garde 1992, Ventura 2002, 2004, Capítulo 8.1), no llega a ser importante para ninguno. Por tanto, en último extremo, es la protección frente a los depredadores la principal variable seleccionada por la rata de agua a la hora de establecerse en lugares en los que dispone de alimento suficiente, que en los ambientes mediterráneos coinciden con la cercanía al agua.



5.2

El Efecto de la Pérdida de Calidad de Hábitat sobre las Ratas de Agua en Doñana

5.2.1. INTRODUCCIÓN

El hecho de que en el desarrollo del estudio no hayamos tenido un control de las situaciones, no hayan existido perturbaciones evidentes y nos hayamos restringido a un área de estudio concreta, clasifica el tipo de estudio entre los que se conocen como “observacionales” (Krebs 1998). Los resultados obtenidos son fruto de los análisis desarrollados sobre observaciones recogidas de una muestra de la población. No por ello pierden validez, pero una confirmación definitiva de los resultados dependerá de algún modo de la realización de estudios experimentales. En el trabajo con fauna silvestre en el campo resultan incontrolables todas las variables que podrían interferir en el resultado del experimento, por lo que a menudo son difícilmente realizables. Una alternativa sería el desarrollo de aproximaciones observacionales de algunos fenómenos, con experimentación en partes limitadas del sistema en las que el proceso opera (Eberhardt y Thomas 1991). Sin embargo, muchos de estos experimentos no son éticamente realizables, pues suponen la alteración de espacios naturales o la afección sobre especies catalogadas. El trabajo en el campo, sin embargo, nos aporta situaciones que constituyen verdaderos experimentos, que podríamos catalogar como “naturales”. En este capítulo se exponen los resultados obtenidos tras alteraciones en el hábitat derivadas de una serie de acontecimientos que podríamos catalogar en este grupo de experimentos naturales y que nos ayudan a evaluar las inferencias del estudio observacional.

El efecto del pastoreo derivado de la introducción del ganado en ambientes naturales ha sido objeto de multitud de estudios. Inicialmente puede provocar un aumento de la productividad vegetal, aunque si existe sobrepastoreo se produce mortalidad de las plantas y una producción baja o negativa (McNaughton 1976, 1979). Este sobrepastoreo provoca cambios en las comunidades vegetales (Smith y Rushton 1994, Humphrey y



Patterson 2000, Loucougaray et al. 2004) o modificaciones en la dieta de los herbívoros (Soriguer 1983, Thines et al. 2004). Las comunidades animales se ven también alteradas, favoreciéndose la presencia de especies generalistas de amplia distribución (Gates y Donald 2000, Söderström et al. 2001) y permitiéndose indirectamente un incremento de la depredación (Barreto et al. 1998, Banks et al. 2004, Zalba y Cosan 2004). Paralelamente, en Doñana las características arenosas del sustrato lo hacen especialmente sensible al efecto del pisoteo, hundiéndose el suelo ante el paso de las vacas o los caballos (Rau 1987, obs. pers.).

Aunque las primeras referencias a la presencia de ganado en la marisma de Doñana se remontan al siglo X, en la época de Almanzor (Granados 1987), hasta el s. XVII las zonas de monte no son abiertas de forma masiva al pastoreo, lo que se relaciona con uno de los episodios de transformación del hábitat más importantes. No en vano estuvo asociada a la pérdida del bosque y las quemas del matorral que provocaron la removilización de las arenas, con la consiguiente desaparición de muchas lagunas (García Novo 1977, Granados et al. 1986, Granados 1987, Granados et al. 1987, García Novo y Marín 2005).

El Parque Nacional está dividido por vallas que separan los distintos sectores con derecho a pastoreo por vecinos de uno u otro ayuntamiento o propietarios privados, provocando que la carga ganadera esté desigualmente repartida. Se pueden localizar desde zonas de exclusión hasta lugares donde el ganado se concentra en elevadas densidades (principalmente los puntos de agua en verano). En el Parque Nacional de Doñana, según datos oficiales, había en el año 1997, 2.181 cabezas de ganado vacuno y 1.214 de ganado caballar (Campos y Linaje 1998). No obstante, existía un descontrol en la gestión del ganado reconocido por todos los sectores, con presencia de ganado ilegal. A raíz de los estudios que demostraban el impacto que el ganado provocaba sobre las comunidades vegetales (Soriguer et al. 2001) se procedió a limitar su presencia. Gran parte del ganado ilegal fue extraído del Parque Nacional y pasó (también en situación ilegal) al Parque Natural. Durante el trabajo de campo nos encontramos con situaciones de carga variable entre zonas y coincidimos temporalmente con la llegada del ganado al Parque Natural. En los siguientes puntos describimos tres casos en los que la presencia del ganado tuvo un efecto sobre las poblaciones de rata de agua.



El incremento del jabalí en los últimos años en España se ha visto seguido de un incremento en los daños en pastizales y cultivos (Tellería y Sáez-Royuela 1985, Herrero et al. 2006). Doñana ha sido reconocido desde tiempos históricos como un lugar en el que los jabalíes se han considerado abundantes, una de las razones por las cuales se estableció un cazadero real desde el siglo XIII (Duque 1977). Habitualmente esta especie ha sido acusada de estar detrás de la regresión de especies amenazadas, aunque no existen estudios que corroboren estas afirmaciones (Rosell et al. 2001). Durante la realización de este estudio nos encontramos con un caso en el que una colonia de ratas de agua fue alterada por la presencia de jabalíes, y que describimos en el Caso 4.

5.2.2. ESTUDIO DE CASOS

Caso 1: Efecto de la carga ganadera diferencial en la vera sobre las ratas de agua

Desde el otoño del año 2000 se viene realizando un seguimiento de la ocupación de las junqueras (*Juncus maritimus*) situadas en la vera del Parque Nacional entre La Algaida y Martinazo, mediante la detección por indicios de la presencia o ausencia de ratas de agua en tres periodos del año (otoño, primavera y verano). La mitad sur de la zona de estudio se encuentra dentro de los terrenos de la Reserva Biológica de Doñana y la mitad norte fuera de ésta, pero dentro del Parque Nacional. Ambas mitades están separadas por una alambrada de espino que limita el paso del ganado doméstico, pero no del resto de ungulados silvestres y demás fauna.

En la mitad norte se ha seguido la ocupación de 30 junqueras (superficie media por junquera: $0,25 \pm 0,39$ has; media \pm SD; rango: 0,01-1,56 has) y en la sur 26 (superficie media $0,35 \pm 0,44$ has.; rango: 0,02-1,60 has). No hay diferencias significativas de tamaño entre las junqueras de las dos zonas ($p=0,84$, test de Mann-Whitney).

Con objeto de ver si existen diferencias en la producción primaria entre las zonas situadas al norte y al sur de la valla, se ha empleado el índice verde normalizado de la vegetación. Este índice resulta una estimación objetiva de la productividad realizada a través de la medición de la actividad fotosintética (Sellers 1992). Se han comparado los valores obtenidos en un mismo día para la primavera del año 2003, que fue un año



promedio climáticamente para la comarca (Nestor Fernández, com. pers.). Se ha contado con los valores correspondientes a 30 píxeles de 250 m de lado (15 al norte y 15 al sur de la valla) que englobaban a todas las junqueras, no encontrándose diferencias significativas en este valor entre ambas zonas ($p=0,93$, test de Mann-Whitney).

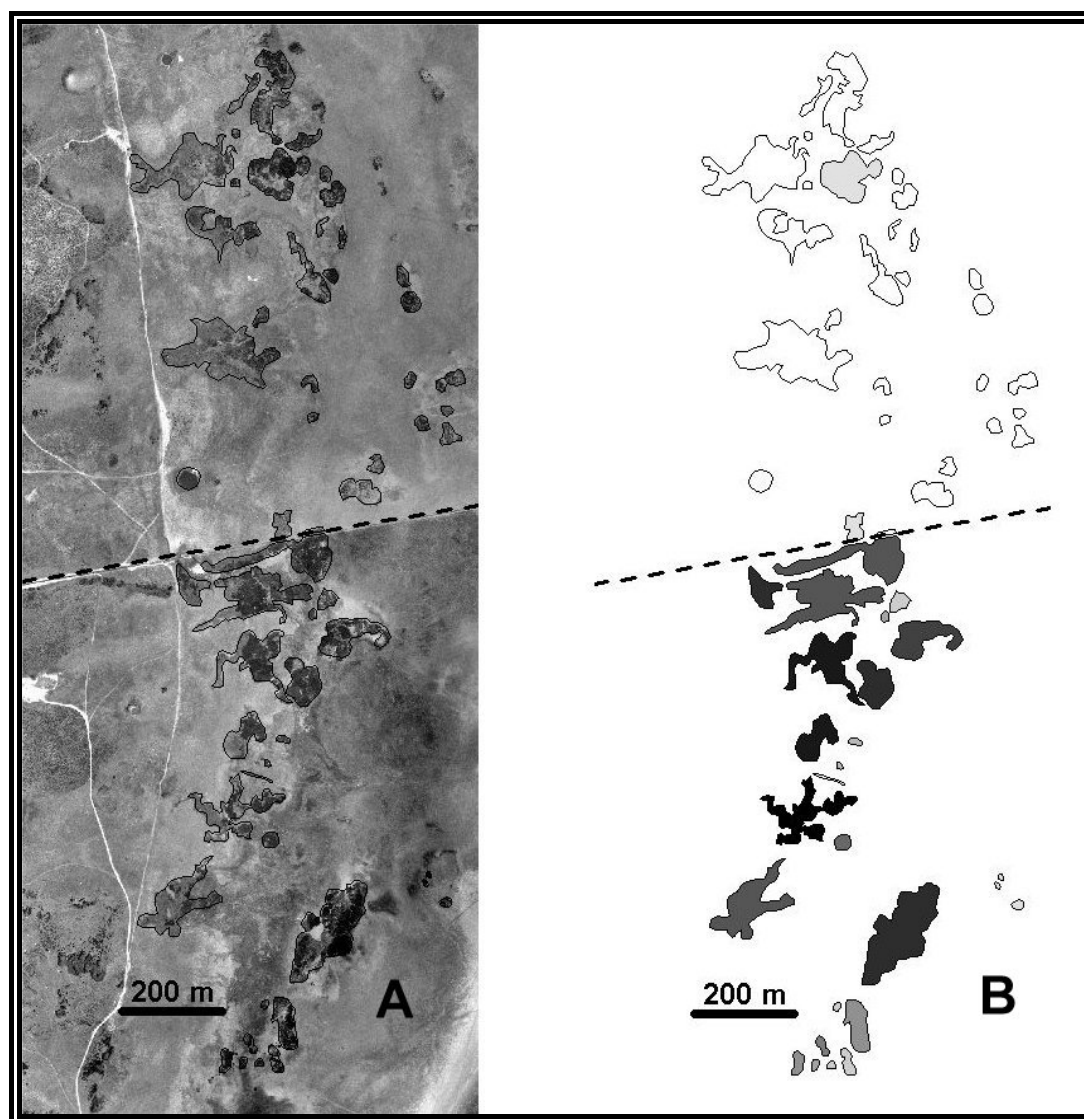


FIGURA 5.4.- A. Situación de las distintas junqueras en la vera de Doñana. B. Grado de ocupación de las junqueras a lo largo del estudio. Los colores más oscuros indican un mayor número de revisiones en las que se detecta la presencia de ratas de agua.

Ello indica que, como sospechábamos, ambas zonas son potencialmente idénticas y sólo se diferencian por la diferente presión ganadera. En la mitad norte (zona de alta presión ganadera) las junqueras están fuertemente clareadas por el pisoteo, pudiéndose



transitar con facilidad entre los juncos, por lo que la cobertura vegetal es muy inferior a la de las junqueras situadas en la mitad sur. Estas últimas presentan una elevada cobertura, de forma que es imposible ver el suelo y andar por ellas supone caminar por encima de los juncos.

Hasta la fecha se han realizado 20 muestreos distribuidos a lo largo de los últimos 7 años (Figura 5.4). En la zona de mayor presión ganadera, al norte de la valla, tan solo en dos ocasiones se detectaron indicios de presencia de rata de agua, lo que nos da una tasa de ocupación media, independientemente del tamaño del parche, de 0,0033 (n° ocupaciones/ n° lagunas* n° revisiones). Destaca también el caso de dos junqueras cortadas por la valla, que han sido ocupadas habitualmente en su parte sur pero sólo una de ellas en una ocasión en su parte norte. En la zona de menor presión ganadera, en la mitad sur, la tasa de ocupación ha sido de 0,43. Es decir, de media estaban ocupadas en cada revisión cerca de la mitad de los parches en los 7 años de seguimiento, lo que supone una ocupación 130 veces mayor que en la parte norte.

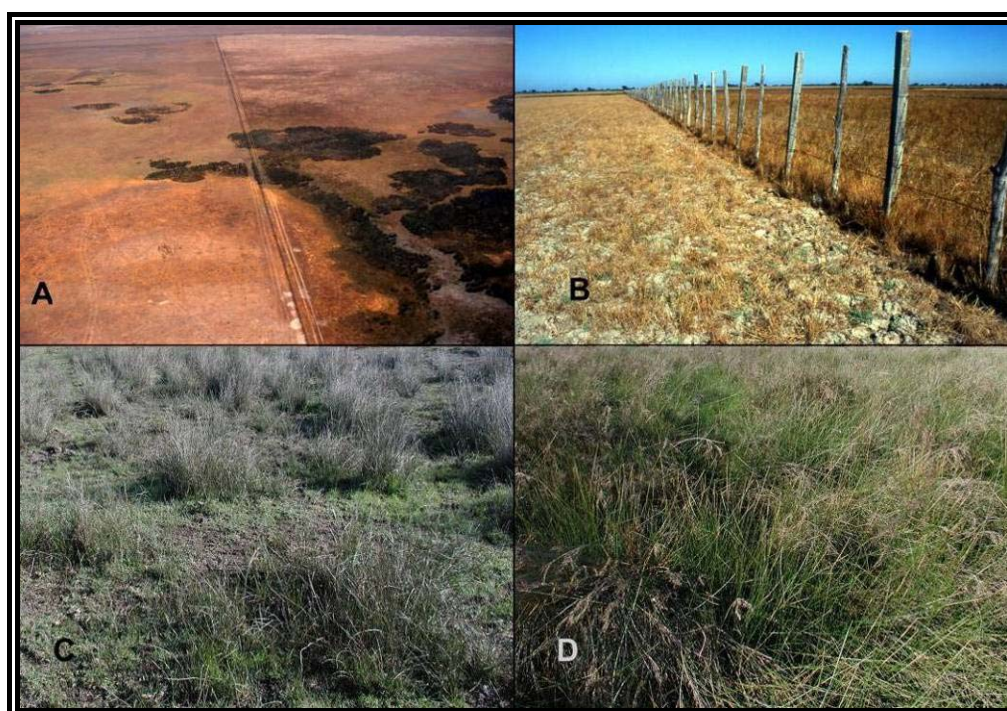


FIGURA 5.5.- A. Vista aérea de la valla de la Reserva Biológica. B. Diferente presión ganadera en la marisma a uno y otro lado de la valla en verano. C. Aspecto de una junquera situada al norte de la valla, en la zona con mayor presión ganadera. D. Aspecto de una junquera situada al sur de la valla; las dos últimas fotografías fueron tomadas el mismo día.



Caso 2: Efecto de la introducción de ganado

En este caso se trata de 13 pequeñas lagunas situadas en el Parque Natural de Doñana, en una zona de pinares conocida como Las Poleosas. La zona está dividida en dos por la carretera de Matalascañas a Mazagón, de forma que todas las lagunas menos una están en el lado norte de la carretera. La carretera está recorrida por una doble valla para evitar el atropello de los lince, por lo que resulta impermeable al ganado. Algunas de estas lagunas fueron muestreadas en el verano de 1999 (Fedriani et al. 2002), y en ellas fue donde se encontró el mayor número medio de letrinas de rata de agua por unidad de esfuerzo de toda la comarca (Fedriani com. pers.).

De esta parcela disponemos de datos previos no sistemáticos de ocupación, que nos sirven para conocer que todas las lagunas han tenido presencia de rata de agua en algún momento, previo a la entrada del ganado. Durante el muestreo de finales de primavera de 2000, 11 de las 13 lagunas estaban ocupadas. A finales de verano de 2000, se introdujeron en la zona un grupo ilegal de vacas. Éstas utilizaron los pastos de las lagunas para alimentarse y descansar, por lo que la vegetación palustre acumulada de varios años, prácticamente desapareció. Después de esto sólo la laguna situada al otro lado de la valla de la carretera, donde las vacas no podían llegar, permaneció ocupada.

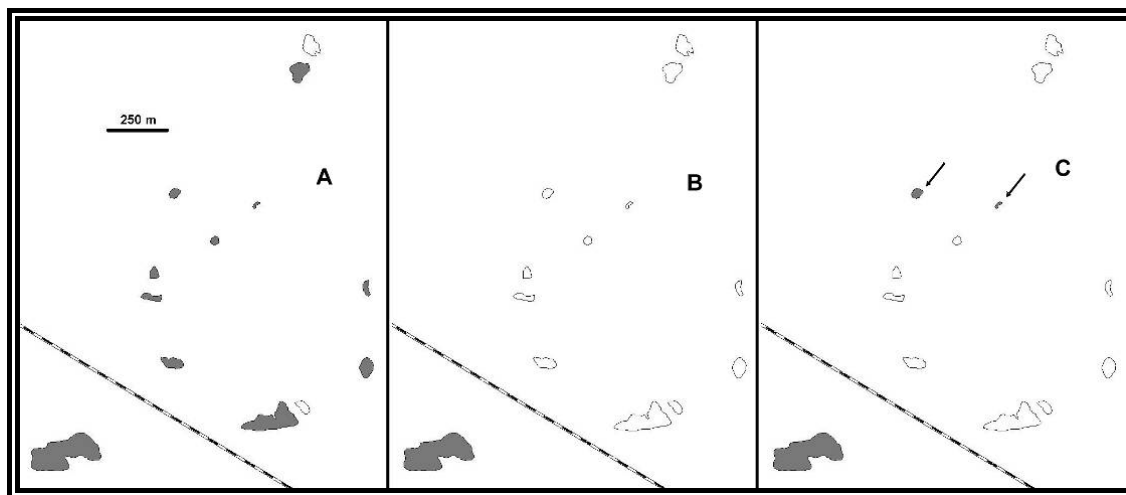


FIGURA 5.6.- Ocupación de las lagunas de las Poleosas. A. situación en la primavera del año 2000, antes de la entrada de las vacas. B. situación después de la entrada de las vacas. C. situación la primavera de 2001, las flechas indican las dos pequeñas lagunas ocupadas en esta ocasión. La línea discontinua indica la valla de la carretera.



Durante el invierno 2000/01, la situación permanece igual y a finales de la primavera de 2001 sólo dos de las lagunas sin ratas fueron de nuevo colonizadas. Estas eran dos pequeñas lagunas que, seguramente debido a su pequeño tamaño, fueron menos alteradas por el ganado. En los siguientes años sólo la laguna sin vacas ha estado habitualmente ocupada. La degradación progresiva del conjunto de lagunas ha provocado que desde la primavera de 2003 ninguna laguna haya sido de nuevo colonizada, ni siquiera temporalmente.

Caso 3: Efecto de la apertura de un abrevadero para el ganado

Se trata de una laguna situada en el Parque Natural de Doñana, y conocida como laguna de La Granadilla. Esta laguna ha permanecido ocupada por ratas de agua desde el inicio del estudio en otoño del 2000. Durante el verano de 2005 se abrió un agujero en medio de la laguna de unos tres metros de profundidad y paredes verticales, con objeto de facilitar un punto de agua permanente para la fauna. Estos abrevaderos, conocidos en la comarca como zacayones, son lugares a los que el ganado es atraído y acude a beber, provocando que la concentración a su alrededor sea muy elevada. El pisoteo ha provocado que desaparezca toda la vegetación herbácea acumulada de varios años en la laguna y por tanto el refugio del que disponía esta colonia de rata de agua, no observándose indicios de presencia desde la apertura del zacayón.

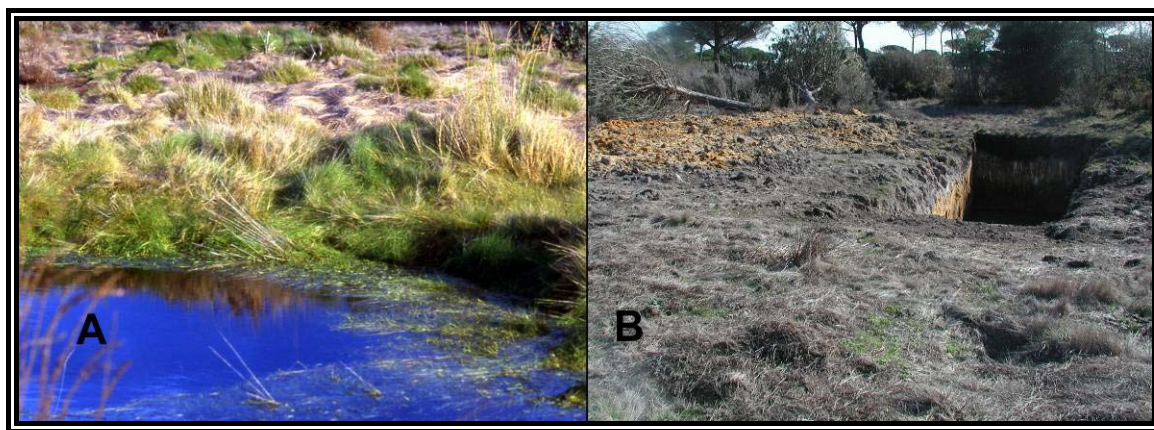


FIGURA 5.7.- La foto superior es una imagen de la laguna de La Granadilla antes de la apertura del zacayón. Se observa la capa de *Agrostis stolonifera* que sirve de refugio a las ratas de agua. En la foto inferior se observa el zacayón ya abierto, con el aspecto de la vegetación pisoteada en el entorno.



Caso 4: Efecto de la actividad de los jabalíes

Desde finales de mayo hasta octubre del año 2000 se detectó la presencia de un grupo de 6 ratas de agua en una laguna conocida como El Ojillo, en la Reserva Biológica de Doñana. Éstas se encontraban recluidas en dos pequeñas junqueras (*Juncus maritimus*) distantes 17 m entre sí. En la mayor, situada más al norte y cerca de la orilla, se capturaron durante esos meses 2 machos y 2 hembras adultos, en una superficie de 77 m². En la más pequeña, situada al sur y centrada en la laguna, se capturaron durante ese tiempo 1 macho y 1 hembra en una superficie de 24 m². Siempre que se trampeó se capturaron todos los animales en la misma junquera, excepto uno que se capturó por última vez a finales de agosto. En el mes de octubre o noviembre ambas junqueras fueron objeto de búsqueda de alimento por un grupo de jabalíes.

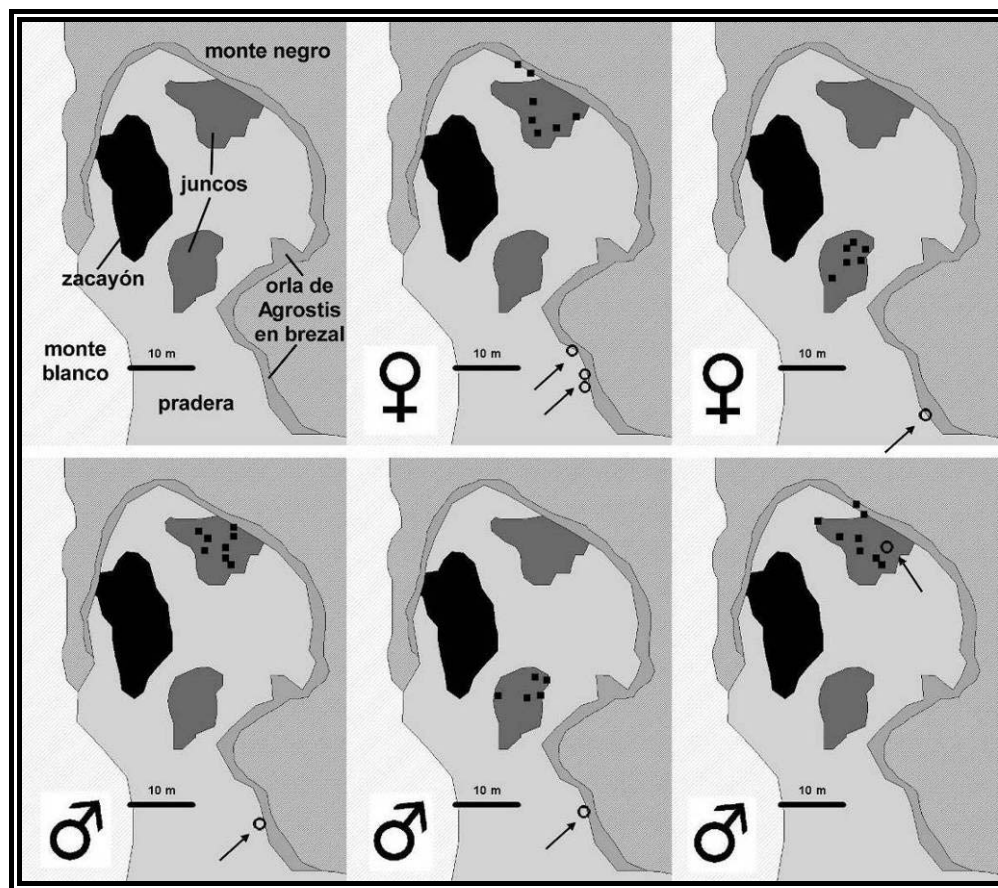


FIGURA 5.8. Zona de la laguna de El Ojillo donde se siguió el efecto de la entrada de los jabalíes. Con un punto negro se indican las capturas de los distintos individuos de rata de agua en las junqueras de la laguna antes de la entrada de los jabalíes. Con un círculo blanco el lugar donde se desplazaron. El cuadro superior izquierdo es descriptivo de la zona, el resto indican las localizaciones de cada uno de los individuos.



El destrozo producido motivó que 4 de las 5 ratas de agua fueran capturadas en noviembre en la orilla de la laguna. Todas se agruparon en el mismo sitio a 15 y 35 m de las junqueras de origen, salvo un macho que se quedó en la junquera. La zona donde se instalaron es la orla de *Agrostis stolonifera* que asciende por el brezal de la orilla de la laguna. En enero quedaban en la orilla de la laguna un macho y una hembra y en febrero tan sólo el macho, que posteriormente desapareció.

5.2.3. DISCUSIÓN

El efecto del Ganado

La presencia del ganado afectó negativamente a las ratas de agua en Doñana.

La modificación de la estructura de la vegetación provocada por el pisoteo, con la consiguiente disminución de su volumen, parece ser la principal causa de la ausencia de ratas de agua en los lugares frecuentados por el ganado. La mayoría de los estudios sitúan como causa principal de los cambios en las poblaciones de arvicolinos al efecto de la ausencia de cobertura vegetal sobre el incremento de la depredación (Barreto et al. 1998, Klaus et al. 1999, Klaus 2003, Banks et al 2004), provocando la retirada del ganado un incremento en la cobertura, seguido de un aumento en las poblaciones de topillos (Hope et al. 1996). En nuestro caso, la percepción de la depredación, motivada por la ausencia de cobertura vegetal, hace que en los parches donde el sobrepastoreo reduce esta cobertura la rata de agua esté ausente.

El efecto de los jabalíes

Tanto el carácter generalista y oportunista de su dieta como el sistema de alimentación convierten al jabalí en un potencial depredador y transformador de los ecosistemas (Rosell et al. 2001). En Doñana la dieta de esta especie está compuesta principalmente por elementos vegetales e incluye también de forma habitual carroña y pequeños vertebrados, entre los que se encuentran algunos escasos micromamíferos (Garzón et al. 1980). En el caso descrito arriba, las ratas de agua no fueron depredadas, y seguramente la búsqueda del jabalí de otros elementos alimenticios (bulbos y rizomas principalmente) fue la causa que provocó la remoción de estas pequeñas junqueras en las



que habitaban las ratas de agua. La pérdida de cobertura debió causar un incremento de la percepción de la depredación, desplazándose las ratas de agua a otra zona de la laguna con un hábitat subóptimo, del que fueron progresivamente desapareciendo.

El jabalí ha sido tradicionalmente abundante en Doñana, por lo que su impacto no ha debido verse incrementado y no parece implicar una amenaza para la conservación de la rata de agua, dado el carácter excepcional de la situación descrita.

El efecto del pastoreo en Doñana sobre las ratas de agua

En Doñana, nos encontramos con una doble situación. Por un lado, en el Parque Nacional existe una presencia elevada de ganado acompañada de una gran abundancia de ungulados silvestres (ciervo, jabalí y gamo principalmente, Soriguer et al. 2001). Estos centran sus actividades tróficas en las zonas con una mayor productividad de herbáceas (la vera, la marisma y las lagunas), controlando la vegetación (Soriguer et al. 2001). Además, las lagunas de la Reserva han permanecido inalteradas durante muchos años, lo que ha facilitado el crecimiento de una orla de brezal (monte negro). Las zonas interiores de las lagunas presentan una muy escasa, y en periodo estival prácticamente nula, cobertura de herbáceas, siendo pocas las que tienen en su interior junqueras. Las especies herbáceas sólo presentan un elevado desarrollo en el monte negro, donde el matorral protege a estas plantas de los herbívoros. No obstante este monte es muy denso y limita la entrada de luz, por lo que la zona en que pueden crecer no tiene, en la mayor parte de las ocasiones, más de 1 o 2 m de ancho, siendo esta orla el único refugio para las ratas de agua en la mayoría de las lagunas.

En el Parque Natural, las lagunas fueron plantadas de eucaliptos en los años 40-50 (Lama 1951, Ojeda 1992), desmontándose en los años 80-90 (Espina y Estévez 1993, Redondo et al. 2001). Dentro del proceso de recuperación de los vasos lagunares, estos fueron vallados con alambre de espino, lo que unido a la escasez de ungulados silvestres en la zona (Román et al. 1999) hizo que el efecto del pastoreo en las lagunas fuese escaso. La vegetación de herbáceas se desarrolló ampliamente en los vasos lagunares y creó en las partes interiores de muchas lagunas amplias zonas favorables para la presencia de la rata de agua.

En el presente estudio se demuestra el papel negativo que el sobrepastoreo tiene sobre la presencia de ratas de agua. La introducción ilegal de ganado que se viene



produciendo en los últimos años en el Parque Natural provocará una rápida reducción de colonias de rata de agua. El caso es importante no sólo porque se trate de una especie catalogada como Vulnerable (Román, en prensa), sino porque seguramente es un buen bioindicador de otras importantes alteraciones que se van a producir en las lagunas.

Los “experimentos naturales” confirman las inferencias de los modelos de hábitat

El seguimiento de procesos naturales puede dar lugar a que en ocasiones nos encontremos con situaciones que suponen experimentos naturales y que pueden ayudar a confirmar los resultados obtenidos en los estudios observacionales. En los modelos de hábitat habíamos visto que los parches en los que se asientan las ratas de agua de Doñana son los lugares en los que la vegetación herbácea o de helófitos crece abundantemente (al menos en algún periodo del año). También habíamos visto que dentro de estos parches las ratas de agua seleccionan los lugares en los que esa vegetación de herbáceas o helófitos es más abundante, proporcionándoles refugio frente a los depredadores en sus recorridos y lugares en los que construir galerías seguras. La disponibilidad de alimento dentro del parche no tenía efecto, puesto que se halla distribuida de forma más o menos uniforme. Por tanto aunque la hierba define el parche, es necesaria la presencia de refugio frente a la depredación para que en ese parche se instale una colonia.



6

Reproducción



conclusiones CAPÍTULO 6

13. Las ratas de agua de Doñana acoplaron su reproducción a los periodos de lluvia (de octubre a junio) no reproduciéndose en los meses estivales. En promedio el periodo reproductor se extendió a lo largo de 7 meses, con un máximo de 9 meses.

14. No se han encontrado hembras de ratas de agua con indicios de reproducción antes de los 4 meses de edad. Las hembras nacidas en el otoño se incorporan como reproductoras a partir de febrero. Los animales nacidos a partir de enero no se pueden incorporar como reproductores en esa temporada de cría y deberán esperar hasta la siguiente.

15. La probabilidad de que una hembra en el periodo reproductor sea capturada preñada fue elevada, teniendo de media un parto por mes. Una hembra que dure toda la temporada de cría llegaría a tener una media de 7 partos al año.

16. El número de crías por camada fue de 3,3, siendo el parámetro que se mantiene más constante entre poblaciones. La ratio de los juveniles no difirió de la paridad.

17. Los nidos se situaron en lugares difícilmente accesibles a los depredadores excavadores. A pesar de ello sólo 1 de cada 10 crías esperadas en función de los partos potenciales fueron capturadas en el periodo de destete, lo que se relaciona con una elevada depredación en nido.

18. Los grandes machos en periodo reproductor fueron los que realizaron los mayores desplazamientos, lo que se relaciona con una mayor área de campeo.

19. Los machos presentaron un número mayor de heridas que las hembras y especialmente los animales mayores en el periodo reproductor.

20. El porcentaje de sexos en los adultos en las distintas colonias fue muy variable, lo que se achaca al pequeño tamaño de éstas lo que las hace especialmente sensibles a mortalidades diferenciales entre sexos. De media la ratio se situó en 0,71:1, siendo este valor significativamente diferente de la paridad.

6.1

Parámetros Reproductivos

6.1.1. INTRODUCCIÓN

Existe mucha información sobre los patrones reproductivos de los arvicolinos. En general son animales poliéstricos, con periodo y edad de reproducción condicionados por factores endógenos o exógenos, entre los que se han citado la disponibilidad de alimento, duración del día o relaciones sociales (Seablom 1985, Gromov y Polyakov 1992).

Una de las peculiaridades de este grupo radica en la gran versatilidad que presenta en sus estrategias reproductivas, que varían tanto entre especies como entre poblaciones de la misma especie. Pueden reproducirse al mes de nacimiento, pueden presentar un número elevado de partos al año, tienen periodos reproductores variables, que pueden ir de unos pocos meses a todo el año, etc. (Keller 1985, Gromov y Polyakov 1992).

En el presente capítulo se aborda el estudio de los parámetros reproductivos de la rata de agua en la comarca de Doñana, analizando las variaciones en la fenología reproductora, edad de la primera reproducción, número de partos anuales y número de crías por parto, así como las causas que pueden explicar los patrones y la variabilidad observados.

6.1.2. MATERIAL Y MÉTODOS

Para el estudio de la reproducción se ha contado con 928 animales capturados 2.662 veces a lo largo de dos años de trampeo. La mayor parte de la información sobre parámetros reproductivos se ha obtenido de las hembras, pues presentan indicadores de su estado reproductivo mejores y más evidentes que los machos (Keller 1985).

La duración máxima del periodo reproductivo a nivel de toda la comarca se ha estimado a partir de las capturas de crías en el campo. Para ello, tomando como base la curva de crecimiento, se ha asignado una edad a todos los animales capturados como



juveniles, es decir a las hembras con un peso inferior a 94 g y los machos con un peso inferior a los 100 g, que son los que presentan un error menor en la estima de la fecha de nacimiento, al ser su crecimiento lineal hasta ese momento (Capítulo 7.1). Las fechas estimadas de nacimiento se han agrupado por meses. Con el objeto de ver la variabilidad local, se han establecido los periodos de reproducción de las 5 lagunas sometidas a seguimiento estacional en los dos años de trampeo. Estos se han calculado como los meses con presencia de hembras gestantes o con nacimientos estimados.

No se conoce la duración del periodo de gestación de *Arvicola sapidus*, aunque parece ser un carácter muy conservado en los arvicolininos (Innes y Millar 1994) situándose entre los 20 y los 24 días para especies de *Microtus* norteamericanos (Nadeau 1985), 21-22 días para *M. arvalis* y *M. agrestis* (Ranson 1941, Pelikan 1982), 20-22 días para las *Arvicola terrestris* británicas (Corbet y Southern 1977, Blake 1982) o 21 días para las rusas (Nasledova et al. 1984). Por ello, es esperable que en las ratas de agua ibéricas se sitúe en torno a los 21 días.

La detección de hembras gestantes se ha realizado a partir de la palpación del abdomen en ejemplares anestesiados (Ranson 1941). No existen estudios previos que estimen el tamaño a partir del cual los fetos de rata de agua pueden ser detectados en la palpación. Emlen y Davis (1948) estiman que en ratas de laboratorio los fetos se detectan externamente a partir de la mitad del periodo de gestación. Nadeau (1985) indica la existencia de un patrón muy similar en distintas especies de roedores, con una implantación del embrión en torno al quinto día después de la cópula, un desarrollo muy pequeño en los primeros días y un incremento a partir del día 10. Este patrón de crecimiento embrionario también parece evolutivamente muy conservado en los roedores (Nadeau 1985). En el presente estudio tenemos como referencia que no detectamos gestación en una hembra que dio a luz 11 días después. A tenor de los datos bibliográficos y la experiencia propia hemos establecido en 10 días antes del parto el periodo en el que se detectan los embriones. Esta observación es concordante con los valores aportados por otros autores para especies similares (Cole y Batzli 1978, Stehn y Jannett 1981).

A partir de estos datos podemos estimar la frecuencia de hembras gestantes en la población en un momento dado, mediante la fórmula:



$$(6.1) \quad p = g \frac{t}{v}$$

donde g es la frecuencia de gestaciones visibles, t es la duración de la gestación y v es el tiempo en que la gestación es visible. Este valor es equivalente a la probabilidad de que una hembra esté preñada en un momento dado.

Para los machos el potencial reproductor se ha estimado a partir de la presencia de animales con descenso testicular. Dado que parece esperable una correlación positiva de dominancia entre los animales en función de su tamaño (Turner y Iverson 1973, Sah 1998, Gosling et al. 2000, Luque-Larena et al. 2001), se han estimado estos valores para las hembras adultas menores o mayores de 170 g y los machos mayores o menores de 180 g.

Habitualmente, para la estima del número medio de partos en cada estación se han empleado tres métodos (Innes y Millar 1987): conteo del número de partos en estudios de captura-recaptura mediante la observación de los cambios en peso y condición reproductiva, conteo del número de cicatrices placentarias en animales muertos y estima basada en la proporción de hembras gestantes en una muestra de la población mediante trampeo de muerto. En nuestro estudio hemos optado por una aproximación similar a este último caso utilizando la proporción de hembras gestantes observadas mediante palpación. Hemos estimado el número de partos para las lagunas sometidas a seguimiento estacional mediante la fórmula propuesta por Emlen y Davis (1948),

$$(6.2) \quad F = g \times \frac{T}{v}$$

donde g y v serían igual que en la fórmula 6.1, F sería la frecuencia de gestaciones (equivalente al número de partos) y T la duración de todo el periodo reproductor medio en días.

Para la estima del número de crías por parto se ha contado con dos aproximaciones. Por un lado se observaron 7 partos de hembras en trampas o durante la anestesia y por otro se ha contado el número de crías detectadas mediante palpación del abdomen (Ranson 1941, Stoddart 1971). Con el objeto de detectar si la época del año o el tamaño de la hembra pueden estar regulando la variabilidad observada en el número de crías se han empleado Modelos Mixtos Lineales Generalizados, usando el GLIMMIX



procedure del paquete estadístico SAS (SAS statistical Package version 9.1; SAS 2003). Como predictores se han incluido en el modelo el periodo reproductor en dos niveles (un primer pico entre octubre y enero y un segundo entre febrero y mayo) o el tamaño de la hembra. Este último indicado como longitud cabeza-cuerpo, puesto que como todas las hembras están preñadas es esperable una variabilidad no deseada en el peso debida al diferente estado de gestación. Como variables aleatorias se incluyeron en los modelos el código de cada laguna y el año hidrológico de estudio, puesto que las capturas dentro de cada laguna y en cada año hidrológico no son estadísticamente independientes. El modelo tenía distribución normal y link identity.

El potencial reproductor de los machos se ha estimado a partir de la presencia de animales con descenso testicular.

Se ha estimado la proporción de sexos de los animales juveniles capturados, comprobando mediante un test de la χ^2 si estos valores diferían de la paridad.

Se han intentado caracterizar los lugares empleados para la ubicación de las cámaras de cría por parte de las hembras. Estos se ha inferido de la localización de galerías situadas junto a capturas de animales muy jóvenes (<60 g), que generalmente eran capturados en compañía de otros animales de pesos muy semejantes, seguramente hermanos. Así se han detectado 28 lugares en los que se tienen sospechas fundadas de que albergaban cámaras de cría. Otros 9 nidos se han observado depredados por carnívoros.

6.1.3. RESULTADOS

El periodo reproductor observado en los dos años hidrológicos objeto de estudio se indica en la Figura 6.1. Se observa un patrón bimodal con dos picos, el mayor durante el invierno/primavera y uno menor en el otoño, con un descenso en enero y una ausencia de reproducciones entre primeros de junio y la segunda quincena de octubre.

En las lagunas con seguimiento estacional se observó el mismo patrón (Figura 6.2), con pequeñas diferencias en el inicio y final. En dos de las lagunas el primer año y en tres el segundo no se detectó reproducción hasta noviembre. Los últimos partos se localizan en abril y mayo, salvo un parto a primeros de junio del primer año en Martinazo. En ningún



caso se detectó reproducción estival. La duración media del periodo reproductor fue de $7 \pm 1,2$ meses (media \pm S.D., $n=10$).

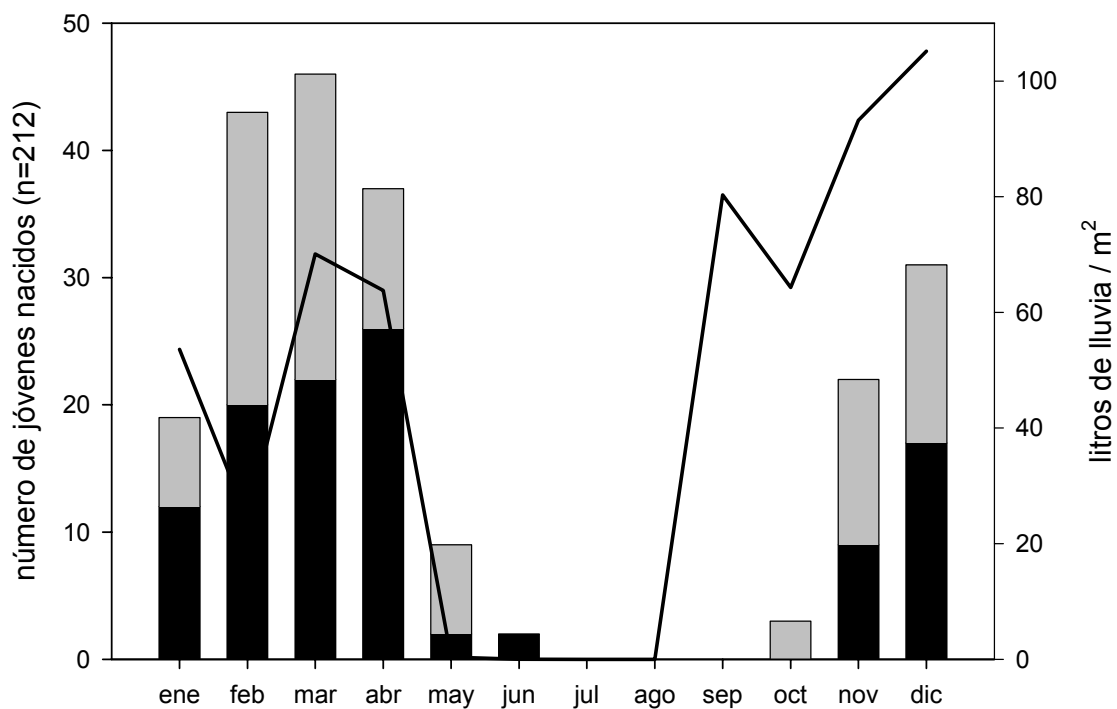


FIGURA 6.1.- Frecuencia de nacimientos mensuales de ratas de agua en Doñana. En negro representa las crías macho y el gris las hembras. La línea continua indica los litros de lluvia promedios para los dos años de estudio.

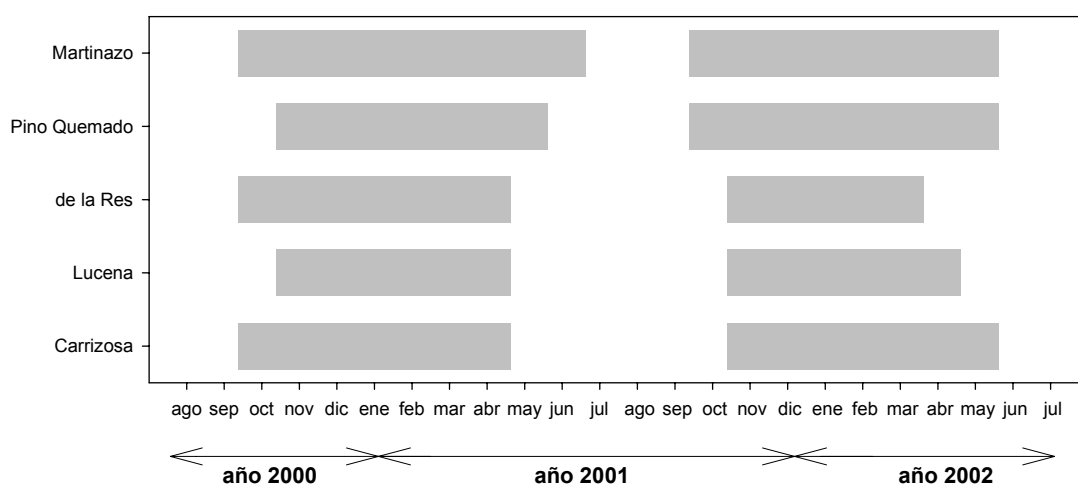


FIGURA 6.2.- Duración del periodo reproductor en los dos años de estudio en las 5 lagunas sometidas a seguimiento estacional.



El peso mínimo observado de una hembra gestante fue de 140 g. En el periodo reproductor, la frecuencia media de hembras gestantes con pesos entre 140 y 170 g fue significativamente menor que la de hembras mayores en otoño ($z=2,46$; $p=0,01$) pero no en primavera ($z=1,62$; $p=0,11$).

El número potencial medio de partos a lo largo de una estación reproductora fue de 7,1 partos por hembra y año (aproximadamente un parto al mes por hembra).

El número de embriones observado en los partos fue de $3,3 \pm 1,6$ (media \pm S.D., $n=7$), prácticamente idéntico al detectado mediante palpación que fue de $3,3 \pm 1,1$ (media \pm S.D., $n=62$), no encontrándose diferencias significativas ($U=192,5$, $p=0,992$). La moda fue de 3 ($n=69$) y el rango osciló entre 1 y 6 crías por gestación (Figura 6.3). No se detectaron diferencias debidas al tamaño de la madre ($p=0,68$) ni a si la gestación era de otoño o primavera ($p=0,46$). Se pudieron medir 4 crías procedentes de dos partos diferentes. Una cría que nació sola pesó 9,4 g y las otras tres, nacidas en el mismo parto pesaron 6,3, 6,8 y 6,9 g, midiendo 60, 61 y 61 mm de longitud cabeza-cuerpo y 11, 12 y 12 mm la cola, respectivamente. El peso medio de las crías al nacer se situó en $7,35 \pm 1,4$ g (media \pm S.D., $n=4$).

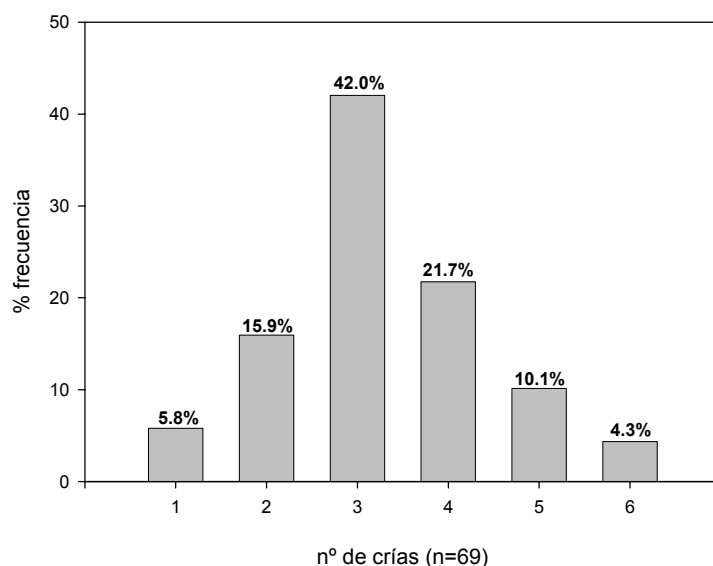


FIGURA 6.3.- Frecuencia de tamaño de camada obtenidas mediante palpación y por la observación de partos en trampas o durante la anestesia.



En los trampeos realizados en las lagunas con seguimiento estacional, el número de crías capturado fuera del nido en los picos de reproducción de otoño y primavera, con respecto al número de hembras adultas, durante el periodo reproductor fue de $1,3 \pm 1,9$ (media \pm SD; rango=0-8; n=17), muy inferior a las 12 que deberían existir si todas las crías nacidas en los partos llegaran a la edad adulta (3,6 partos de media y 3,3 crías por parto), presentando además una gran variabilidad. No se encontraron diferencias entre el otoño y la primavera ($U=7$, $p=0,53$).

La proporción de sexos entre las crías capturadas en las lagunas se situó en 1,08 (machos/hembras; n=212), valor que no difirió significativamente de la paridad ($\chi^2_1=0,3$, $p>0,05$).

Las cámaras de cría detectadas estuvieron siempre situadas bajo tierra, excavadas en zonas con protección de la vegetación. En la Tabla 6.1 se indica la ubicación de las entradas de las galerías. El 53,6% se encontró en zonas interiores del parche no inundadas y el 46,4 % en los bordes del parche. El 60,7 % se situaron en zonas de vegetación de helófitos y el 25 % bajo matas de matorral (4 en *Ulex minor*, 1 en una zarza, 1 en un taraje y 1 en un jaguarzo). El 14,3 % se situó en acumulaciones de palos dejados dentro de los parches tras las labores forestales en la zona. Se encontraron también 9 nidos depredados por carnívoros terrestres, todos situados en los bordes del parche: 5 en zona de *Imperata cylindrica*, 2 en *Agrostis stolonifera* y 2 en *Juncus marítimus*.

proteccion	borde del parche	interior del parche
<i>Agrostis stolonifera</i>	1	2
<i>Imperata cylindrica</i>	4	2
<i>Scirpus lacustris</i>	1	4
<i>Juncus</i> sp.	1	2
matorral	5	2
acúmulos de palos	1	3
	13	15

TABLA 6.1.- Especies vegetales dominantes en los lugares en los que se establecieron nidos de rata de agua en función de su situación con respecto al borde o el interior del parche.



6.1.4. DISCUSIÓN

Una de las particularidades más importantes de los arvicolinos es la variabilidad y adaptabilidad de sus estrategias reproductivas, que se ha convertido en una de las claves principales del éxito evolutivo reciente de este grupo de pequeños mamíferos (Keller 1985, Tamarin et al. 1990).

La reproducción de la rata de agua ibérica es uno de los elementos más estudiados de su biología (Ventura y Gosàlbez 1987, Faus 1993, Garde y Escala 1996b, Ventura 2004). En la Tabla 6.2 se resumen algunos parámetros reproductivos de las poblaciones mejor estudiadas. En todos los casos estudiados, la intensidad de la reproducción tiende a disminuir durante el invierno, en el que incluso no se detectan reproducciones, aunque sí alguna actividad en los machos. Estos en general, presentan unos periodos de actividad reproductora mayores que las hembras (Ventura 2004).

	Doñana	Delta del Ebro ¹	Navarra ²
hembras gestantes	octubre-junio	febrero-octubre	enero-diciembre
mes con máxima reproducción	marzo	marzo	abril
duración periodo reproductor (meses)	7 ± 1,2 (max. 9)	9 (max. 12)	12
peso mínimo hembra gestante	140	183	
nº partos / año	7,1 (6,2-8,1)	-	-
nº crías / parto	3,3 ± 1,2 rango 1-6 moda 3	3,3 ± 1,2 rango 2-5 moda 2-3	3,7 ± 1,4 rango 1-7 moda 3
sex-ratio	1,08	-	-
mortalidad embriones	-	-	5,1%
peso al nacer (gr)	7,35 ± 1,4	-	-

¹ Ventura y Gosálbez 1987, ² Garde y Escala 1996b

TABLA 6.2.- Comparación de los distintos parámetros reproductivos entre las tres poblaciones más estudiadas. Los valores indican la media ± SD.



Fenología reproductora

Aunque algunos autores han propuesto que el fotoperiodo puede influir en el inicio de la reproducción en *Arvicola* (Evsikov et al. 1990, Strachan 1998, Macdonald y Strachan 1999), la limitación del alimento parece ser el principal condicionante del inicio y duración del periodo reproductor de los arvicolinos (Delost y Delost 1975, Abdellatif et al. 1982, Lindroth y Baltzli 1984, Seabloom 1985), de forma que si se les suministra alimento son capaces de criar a lo largo de todo el año (Cole y Batzli 1978, Taitt 1981, Taitt y Krebs 1981, 1983, Gromov y Polyakov 1992). Esta reducción del alimento puede afectar directamente disminuyendo la supervivencia de las crías (Nazarova y Evsikov 2000) o alterando las funciones endocrinas de las hijas (Yakovleva et al. 1997), o indirectamente a través de la menor producción por parte de las plantas de metabolitos inductores de la reproducción (Horton 1984, Berger et al. 1992). La ausencia de agua también estuvo detrás de la depresión de la reproducción en una población de *Arvicola terrestris* de Siberia (Nasledova et al. 1985).

En Doñana las ratas de agua no se reproducen cuando es el periodo de luz diaria más largo, por lo que el alimento se postula como el principal factor limitante, aunque no excluye el efecto del fotoperiodo. El déficit hídrico estival y la impredecibilidad de los regímenes de lluvias caracterizan al clima mediterráneo, haciendo que la vegetación pase por amplios periodos de estrés hídrico que las plantas soportan economizando recursos y limitando su desarrollo (Mitrakos 1980, Joffre et al. 2001, Valladares et al. 2004). Todos estos elementos suponen una reducción sustancial de la cantidad y calidad del alimento disponible para las ratas de agua. En Doñana se observa un acople evidente entre los periodos reproductores y el periodo de lluvia (Figura 6.1), siendo la ausencia de reproducción estival una característica de otras especies de pequeños y medianos mamíferos herbívoros en ambientes mediterráneos (Delibes y Calderón 1979, Moreno 1980, Soriguer 1981, Palomo et al. 1989, Fons y Saint-Girons 1993). La duración e intensidad del periodo de lluvia provocará diferentes respuestas entre años en el periodo reproductor de las ratas de agua, que tendrán un efecto diferencial en la dinámica poblacional de la especie. Las características particulares de cada uno de los parches donde se asientan las colonias de rata de agua, entre los que se encuentra la cercanía al freático que regula la duración del periodo vegetativo de la hierba, justifican la variabilidad observada. El amplio rango interanual de precipitaciones en la comarca (los valores



mínimo y máximo de precipitación acumulada de un año hidrológico recogidos en la estación meteorológica del Palacio de Doñana en los últimos 30 años fueron de 170 y 1.028 l/m²), hace esperar que la amplitud del periodo reproductor sea también muy variable, pudiendo llegar a haber años en los que no se interrumpa durante el estío en lugares favorables.

Durante el periodo invernal, las ratas de agua de Doñana redujeron, aunque no llegaron a interrumpir, la reproducción. Este descenso reproductor invernal es concordante con lo observado para otras poblaciones en las que incluso sí llega a interrumpirse la reproducción (Ventura y Gosàlbez 1987, Faus 1993 Garde y Escala 1996b). Con las temperaturas invernales registradas en Doñana, las plantas pueden mantenerse activas, lo que no implica que existan situaciones de estrés que reduzcan la productividad de las mismas (Terradas 2001), lo que unido a la reducción en el número de horas de sol (efecto del fotoperiodo: Evsikov et al. 1990, Strachan 1998, Macdonald y Strachan 1999) podría justificar este descenso reproductor.

Edad de la primera reproducción

La edad de la primera reproducción es un elemento clave del incremento poblacional y ha sido citado como uno de los factores que explicarían las explosiones demográficas de alguna de la especies de arvicolinos (Hipótesis α : Krebs y Myers 1974, Oli y Dobson 1999, 2001).

Durante el periodo de estudio, en Doñana no hemos encontrado hembras con indicios de reproducción antes de los 4 meses de edad. De esta forma, las hembras nacidas al inicio del periodo reproductor (finales de octubre-diciembre) se incorporan como reproductoras a partir de febrero. Esta incorporación explicaría el incremento sustancial de las reproducciones durante el periodo primaveral, dando lugar a lo largo de un ciclo a los dos máximos observados (Figura 6.1). Uno en otoño, en el que se reproducen sólo las hembras supervivientes al verano y otro en primavera en el que se incorporan las hembras nacidas en otoño de ese mismo periodo. Los animales nacidos a partir de enero, no se pueden incorporar como reproductores en esa temporada de cría y deberán esperar hasta la siguiente. En los años de estudio el 29,4 % de las hembras nacidas se reprodujo en la misma temporada. La llegada de la sequía estival antes de que alcancen la edad adulta los



animales nacidos a partir de enero implica que hay un importante grupo de animales que no se reproducen hasta alcanzar los 9 o 10 meses de edad.

Probabilidad de reproducción

En pequeños mamíferos la reproducción está relacionada con la adquisición de un territorio (Bujalska 1973, Boonstra y Rodd 1983, Gipps 1985, Gliwicz 1990), de forma que los individuos competitivamente inferiores, que son habitualmente los más jóvenes, reducen la reproducción o se dispersan (Gilbert et al. 1986, Gliwicz 1990). En Doñana las hembras adultas más pequeñas, tienen una probabilidad menor de encontrarse preñadas que las hembras mayores en los dos periodos de reproducción principales del año, aunque esta diferencia sólo resultó significativo durante el otoño.

Estación		♀♀ pequeñas	♀♀ grandes
OTOÑO (3 meses)	% hembras preñadas	72,00 %	100 %
	nº medio embarazos	n=35	n=23
PRIMAVERA (4 meses)	% hembras preñadas	55,78 %	71,02 %
	nº medio embarazos	n=64	n=68

Estación		♂♂ pequeños	♂♂ grandes
OTOÑO (3 meses)	% machos con descenso testicular	77,78 %	100 %
		n=36	n=21
PRIMAVERA (4 meses)	% machos con descenso testicular	70,21 %	96,36 %
		n=94	n=55

TABLA 6.3.- Porcentaje de reproductores en función del periodo del año y la potencialidad como dispersantes en un momento dado.

Las hembras de mayor tamaño que se reproducen durante el otoño son principalmente los ejemplares nacidos al principio de la primavera anterior, que no se han podido reproducir en su misma temporada de cría pero que han dispuesto de un número elevado de meses para crecer, siendo las hembras de mayor peso las que tienen una mayor probabilidad de reproducirse (Koskela 1998).



Número de camadas

Otro de los valores más importantes para conocer cómo contribuye una hembra a la dinámica de la población es el número potencial de partos que puede realizar a lo largo de la estación reproductora. El estro está inducido por feromonas y la ovulación está inducida por la cópula, teniendo todas las especies de arvicolinos estros post-parto (Perry 1943, Blake 1982, Seabloom 1985). Si no existiesen otros factores reguladores, el número de partos estaría condicionado exclusivamente por el tiempo de gestación, la duración del periodo reproductor y la presencia de un macho.

No conocemos referencias previas en las que se haya estimado el número de partos potencial para la rata de agua, pero el valor medio encontrado en Doñana (7,1, o un parto al mes) resulta elevado en comparación con los mencionados por otros autores para las *Arvicola terrestris* acuáticas (1,5-2,3 en Escocia, Stoddart 1971), pero concordante con el observado en Siberia, donde ocurren hasta 4-5 partos en un periodo reproductor de menor duración que el observado en Doñana y en un ambiente altamente impredecible (Gromov y Poliakov 1992).

Número de crías por camada

Dos factores han sido mencionados principalmente como reguladores del número de crías producido en cada parto. Uno de carácter endógeno, que es la relación entre el número de crías y el peso de la hembra (Keller y Krebs 1970, Ventura y Gosàlbez 1987, 1990b, Garde y Escala 1996b), de forma que las hembras mayores tienden a tener un número mayor de crías por parto. El segundo es de carácter exógeno, relacionado con la disponibilidad de alimento o agua. Frente a condiciones óptimas aumentaría el número de crías nacidas, mientras que un descenso del alimento provocaría un descenso en el número de embriones (Cole y Batzli 1978, Abdellatif et al. 1982, Nasledova et al. 1985, Dobson y Myers 1989, Bazhan et al. 1996, Nazarova y Evsikov 2000). Este descenso estaría acompañado por un sesgo hacia los machos en las crías nacidas bajo escasez de alimentos, que algunos autores han relacionado con una mayor mortalidad de los embriones hembra (Bazhan et al. 1996, Nazarova y Evsikov 2000). La ausencia de relación del tamaño de la hembra y el periodo reproductor con el número de crías en la población estudiada por nosotros resultó muy evidente. En cuanto a la proporción de sexos al nacer, aunque hubo más nacimientos de machos que de hembras en primavera



(ratio 1,24:1) que en otoño (ratio 0,97:1) estas diferencias no resultaron significativas. De todas formas, existe una elevada variabilidad de situaciones en función de cada parche que precisaría de estudios más concretos para clarificar estos parámetros.

Comparativamente con otras poblaciones el tamaño de camada es, entre los parámetros reproductivos estudiados en poblaciones de rata de agua, el que parece ser más constante de todos (Tabla 6.2).

Ubicación de los nidos

La presencia en Doñana de un sustrato fácilmente excavable junto con la abundancia de depredadores cavadores (meloncillo, zorro y tejón principalmente) hace que estos depreden habitualmente sobre nidos subterráneos (Cano 1960, Villafuerte 1994). Como ya vimos en el capítulo dedicado a estudiar el hábitat, las ratas de agua, siempre que fue posible, protegieron sus nidos en zonas con elevada cobertura vegetal. Por otro lado, todos los nidos encontrados depredados ($n=9$) se situaban en el borde del parche en zonas poco protegidas, por lo que el alejamiento de las galerías de las orillas supone una protección extra del nido. No obstante estas son las zonas habitualmente inundables, por lo que evitar la depredación puede suponer en días de lluvias fuertes la pérdida de los nidos por ahogamiento de las crías.

Este compromiso entre ubicar los nidos en zonas protegidas cerca o lejos de la orilla, no supone defensa frente a las culebras bastarda (*Malpolon monspessulanus*) y de escalera (*Rinechis scalaris*), que en Doñana son habituales depredadores de nidos subterráneos (Valverde 1967). Durante el periodo de estudio hemos observado a ambas especies y encontrado mudas, con mucha más frecuencia dentro de los parches que fuera de ellos.

Supervivencia de las crías

Tan sólo 1 de cada 10 crías nacidas es luego capturada en el periodo de destete. Como veremos en el Capítulo 8.2 la probabilidad de supervivencia media de una cría entre una y otra estación es de $0,39 \pm 0,05$ (Media \pm Error Estandar). Es decir, algo más de 1 de cada 3 crías destetadas sobreviven entre estaciones. Existe, por tanto, una diferencia sustancial entre la mortalidad esperada de las crías nacidas y la mortalidad después del destete, achacable a la mortalidad en nido. Esta elevada mortalidad en nido es



la que intentan paliar las hembras de rata de agua ubicando los nidos en lugares en los que la percepción de seguridad frente a depredadores excavadores resultó elevada. Aún así siguen existiendo otra serie de factores (inundación, culebras, etc.) que también pueden ser causas de pérdida de camadas.

Reproducirse en ambientes impredecibles

Las ratas de agua de Doñana viven en ambientes altamente impredecibles, tanto intra como interanualmente, mientras que otras poblaciones estudiadas ligadas a ríos habitan en lugares mucho más predecibles, pues mantienen una disponibilidad de agua constante, lo que facilita una mayor certeza y amplitud del periodo de productividad vegetal. La amplitud de la duración del periodo reproductor en años favorables (con abundantes lluvias), puede permitir que el número de hembras que se reproduzca en el mismo periodo en el que ha nacido sea mayor, teniendo un previsible gran efecto en el incremento de la población en general. Una reducción del periodo de lluvias tendrá el efecto contrario. Por todo ello sería esperable que la población de ratas de agua de Doñana presente fluctuaciones intraanuales importantes acopladas a las características climáticas de cada año.



6.2

Apuntes sobre la Organización Social

6.2.1. INTRODUCCIÓN

Las ratas de agua, al igual que la mayoría de los arvicolinos (Gromov y Polyakov 1992) son coloniales. Ello implica que una serie de animales desarrollan su vida en el espacio ocupado por la colonia e interactúan de forma habitual entre ellos. Aunque no era uno de los objetivos de esta tesis el abordar el estudio del sistema social de las ratas de agua, hemos creído conveniente redactar un pequeño capítulo en el que reunimos la información que sobre este aspecto hemos recogido en los trampeos, y que nos sirve de complemento para interpretar mejor los resultados obtenidos en otros capítulos.

Hemos analizado las variaciones temporales y entre individuos en el área de campeo, a partir de los datos de capturas sucesivas de distintos animales.

Por otro lado y dado que el grado de agresividad de los animales puede ser inferido a partir de las heridas que presentan (Getz 1972, Turner & Iverson 1973, Rose 1979), hemos analizado en el presente capítulo los patrones de presencia de heridas.

Por último reunimos la información sobre la estructura de sexos en las colonias (OSR: operational sex-ratio, ratio entre el número de machos sexualmente activos en una población frente al número de hembras en un momento dado; Ims 1987, Ostfeld 1990) que se ha estimado también a partir de las capturas realizadas en las distintas estaciones del año.

6.2.2. MATERIAL Y MÉTODOS

Para la estima del área de campeo, y sobre la base de datos de las capturas de las cinco lagunas sometidas a seguimiento estacional, se ha calculado la distancia entre dos capturas sucesivas del mismo animal. Asumimos que mayores distancias indicarán áreas de campeo también mayores. Hemos incluido en el modelo los individuos agrupados en



las mismas dos categorías en función de su tamaño que venimos empleando a lo largo de todo el estudio (machos grandes >180 g, machos pequeños <180 g; hembras grandes >170 g, hembras pequeñas <170 g). También se incluyeron como predictores del área de campeo el sexo y la época del año (en dos niveles periodo reproductor y periodo no reproductor). Se ha construido un modelo con distribución binomial negativa y enlace logístico, en el que se han testado los efectos simples y todas las interacciones posibles.

Se han buscado heridas en 502 animales anestesiados, de los que 340 eran adultos. Se ha testado la probabilidad de que el animal presentase o no heridas. Como predictores se han introducido en el modelo el sexo, la época del año (en dos niveles: periodo reproductor y periodo no reproductor) y la categoría de los individuos (en dos niveles: grandes y pequeños). Se ha construido un modelo con distribución binomial y enlace logístico, en el que se han testado los efectos simples y todas las interacciones posibles.

Con el objeto de ver cómo es la estructura de la población se ha estimado inicialmente la abundancia de animales adultos dentro de la población, es decir, ¿cuántos reproductores constituyen en cada momento una colonia? Sobre esos valores se ha calculado el OSR para todos los animales adultos capturados en las 5 lagunas con seguimiento estacional y para los periodos de otoño del año 2000 y del 2001 y primavera de los años 2001 y 2002, que son los principales periodos de reproducción (Capítulo 7). Con el objeto de ver si el OSR era variable entre distintas situaciones, se han buscado diferencias significativas entre estaciones y lagunas mediante el uso de un ANOVA de dos vías. Se ha comprobado por último si el número de machos y hembras sexualmente activos difería de la paridad mediante una χ^2 , a la que se le ha aplicado la corrección de Yates, dado que sólo presenta un grado de libertad (Zar 1999).

Debido a que en todos los modelos se han usado datos procedentes de diversos parches y, en la mayor parte de los casos, de dos años de trampeo, los puntos dentro de cada parche y los trampeos de cada año no son estadísticamente independientes, por lo que se han empleado Modelos Mixtos Lineales Generalizados, usando el GLIMMIX procedure del paquete estadístico SAS (SAS statistical Package version 9.1; SAS 2003). Como variables aleatorias se han usado el código de cada laguna y el año hidrológico de



estudio. Como indicador de ajuste del modelo se ha utilizado la sobredispersión, considerando un buen ajuste si el valor se aproxima a 1.

6.2.3.- RESULTADOS

Los animales más grandes fueron los que presentaron mayores distancias entre dos capturas sucesivas ($F_{[1,774]}=17,33$, $p<0,0001$; Figura 6.4), esta distancia también fue mayor si la captura se realizaba dentro del periodo reproductor ($F_{[1,774]}=7,05$, $p<0,008$; Figura 6.4). Entre las interacciones, el modelo incluyó la de sexo*periodo, siendo mayores las distancias en los machos en periodo reproductor que en periodo no reproductor ($F_{[1,774]}=8,33$, $p<0,004$; Figura 6.4) y la triple interacción ($F_{[1,774]}=4,18$, $p<0,04$; Figura 6.4) en la que destacan las grandes distancias recorridas por los machos de mayor tamaño en periodo reproductor.

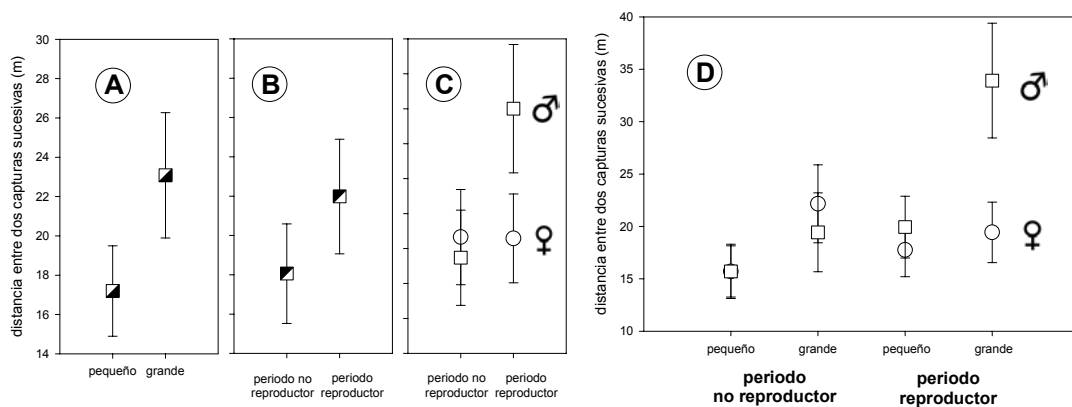


FIGURA 6.4.- Valores de LSMeans estimados por el modelo de la distancia entre dos capturas sucesivas de un mismo animal. A Distancia en animales con diferente tamaño. B. Distancias en función del periodo reproductor. C. Distancias en función de la interacción entre periodo reproductor y sexo. D. Distancias para la triple interacción entre periodo reproductor, sexo y potencialidad como dispersantes.

En la Tabla 6.4 se indican los porcentajes de animales que presentaban heridas en función de su edad. Sólo los individuos adultos presentaron niveles elevados de heridas.

Los animales adultos de mayor tamaño presentaron heridas de forma más frecuente ($F_{[1,327]}=40.31$, $p<0.0001$; Figura 6.5). También resultó significativo el efecto del sexo ($F_{[1,327]}=41.54$, $p<0.0001$; Figura 6.5), presentando los machos un nivel mayor de



heridas que las hembras y, por último, la interacción entre periodo reproductor y sexo ($F_{[1,327]}=11.68$, $p<0.0007$; Figura 6.5), produciéndose un incremento en el número de heridas en los machos durante el periodo reproductor y un descenso en las hembras.

	Machos	Hembras
Joven	1.7 % (n=60)	1.8 % (n=56)
Subadulto	20.0 % (n=70)	5.6 % (n=90)
Adulto	60.6 % (n=109)	22.2 % (n=117)

TABLA 6.4.- Porcentaje de animales con heridas en la población en función de la edad.

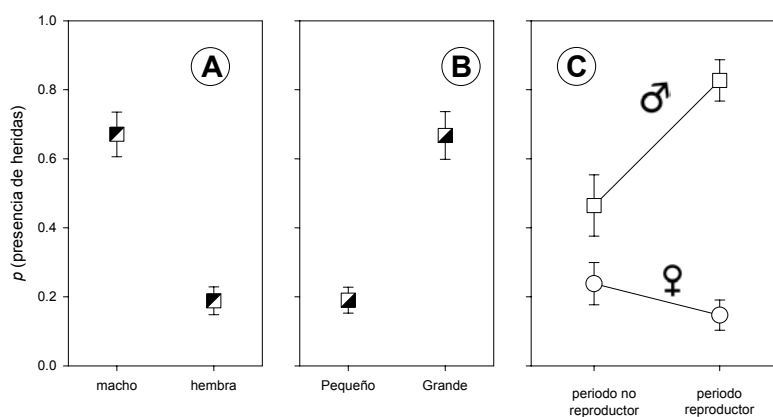


FIGURA 6.5.- Probabilidad de presencia de heridas en adultos de rata de agua en función del sexo (A), potencialidad como dispersantes (B) y la interacción entre el sexo y el periodo reproductor (C).

El número de animales adultos por colonia, considerando todas las colonias y épocas, fluctuó entre 6 y 31 con una media de $19,2 \pm 8,18$ (media \pm S.D.; $n=19$). Los valores de OSR oscilaron entre 0,17 y 1,33 entre las distintas estaciones en las distintas lagunas sometidas a seguimiento estacional. No existió correlación entre el OSR y el número total de individuos ($r=0,09$, $p=0,71$, $n=19$) y no se encontraron diferencias debidas a la laguna, la época del año, ni al efecto conjunto de ambas, por lo que se ha calculado el valor de OSR para todas las situaciones estudiadas. Éste fue de 0,71:1 ($0,71 \pm 0,27$; media \pm SD; $n=19$). El número de machos y hembras sexualmente activos ($\sigma=152$; $\phi=213$) difirió significativamente de la paridad ($\chi^2_1=9,9$, $p<0,01$).



6.2.4.- DISCUSIÓN

Área de Campeo

En el Capítulo 5.1, se estudiaron las diferencias en la calidad del hábitat ocupado a nivel individual. En él se observaba que la probabilidad de capturar un macho adulto en zonas de mayor o menor calidad de hábitat no variaba en función de su tamaño. Dado que parece esperable una correlación positiva de dominancia entre los animales en función de su tamaño (Turner y Iverson 1973, Sah 1998, Gosling et al. 2000, Luque-Larena et al. 2001), la ausencia de diferencias en la selección de hábitat entre machos de tamaños diferentes sugiere que el hábitat no es el principal elemento seleccionado a la hora de establecer sus áreas de campeo. Las hembras no mostraron diferencias en el área de campeo ni entre distintos tamaños ni entre épocas del año. Además, las hembras mayores ocuparon zonas de mayor calidad de hábitat que las hembras de menor tamaño, sin que existiesen diferencias entre las distintas épocas del año. Ambos resultados sugieren la presencia de territorialidad en hembras y no en machos, hecho que debería ser comprobado en posteriores estudios.

Comportamiento Agonístico

Aunque en general los machos presentaron niveles de heridas más elevados que las hembras, fueron los machos más grandes en periodo reproductor los más agresivos. La reducción en el número de heridas en las hembras entre el periodo no reproductor y el reproductor parece indicar que no serían éstas las responsables de las heridas de los machos, sino que la competencia entre machos estaría detrás de las heridas observadas.

OSR

En las distintas colonias seguidas en Doñana se encuentra una amplia variabilidad en este parámetro. No obstante, la falta de relación con la densidad, la laguna o el periodo reproductor del año, nos hace pensar que esta variabilidad tiene un fuerte componente aleatorio. El pequeño tamaño de las colonias hace que factores como la depredación diferencial o enfermedades, entre otras muchas causas, puedan encontrarse detrás de la variabilidad observada.

El valor medio se encuentra significativamente sesgado hacia las hembras, es decir, de forma general en las colonias se encuentran habitualmente más hembras que machos



sexualmente activos. Las razones podemos encontrarlas en las características de las colonias de ratas de agua en Doñana. En ellas las tasas de supervivencia de los machos son mucho menores que las de las hembras, tanto por mortalidad en los animales mayores como por la baja supervivencia achacable a la dispersión en los adultos más pequeños. Dispersar entre colonias implica transitar por esa matriz durante cientos de metros e incluso kilómetros sin tener la certeza de que se va a encontrar un nuevo parche en el que instalarse. Ambos factores dan como resultado que la paridad de sexos encontrada en los nacimientos acabe en una ausencia de paridad entre los reproductores, achacable a una “aparente mortalidad”.

Sistema de apareamiento

El grado de dimorfismo sexual encontrado en las ratas de agua de Doñana (1,04, Capítulo 7.2) es similar al de otras especies con sistemas de apareamiento promiscuo (1,11 en *Microtus pennsylvanicus*, 1,10 en *Chionomys nivalis* o 1,04 en *Clethrionomys rutilus*; Boonstra et al. 1993, Luque-Larena 2004). Ello, unido a la información recogida en este capítulo, parece apuntar a que en las colonias de ratas de agua de Doñana ocupadas por diversos machos y hembras el sistema de apareamiento presente sea el promiscuo. No obstante a lo largo del estudio hemos encontrado parches temporalmente ocupados por parejas de ratas de agua, que se llegaron a reproducir, por lo que en estos lugares los animales serán monógamos obligados. Estos resultados deberían ser confirmados con estudios específicos.

En estudios realizados con las *Arvicola terrestris* de la forma acuática (especie ecológicamente gemela de la nuestra) en el Reino Unido se ha encontrado un sistema similar de apareamiento (Sah 1998). En estas poblaciones las hembras defendieron pequeños territorios que no solaparon nunca con otras hembras, mientras que los machos ocuparon grandes áreas de campeo, que aparentemente no defendieron. El éxito de apareamiento fue mayor en los grandes machos y la asincronía en el estro entre las hembras vecinas favoreció el sistema de apareamiento promiscuo. Sistemas similares se han encontrado habitualmente en otras especies de topillos (Zwicker 1989, Ostfeld et al. 1990, Luque-Larena et al. 2001).



7

Tamaño y Crecimiento



conclusiones CAPÍTULO 7

- 21.** *Las ratas de agua de Doñana fueron entre un 10 y un 25% más pequeñas que las de Navarra y el Delta del Ebro en todas las medidas tomadas y en todas las edades.*
- 22.** *El tamaño relativo de la cola resultó significativamente menor en las ratas de agua de Doñana que en las de el Delta del Ebro o de Castellón.*
- 23.** *El pequeño tamaño de las ratas de agua de Doñana es un fenómeno local, no observándose en localidades cercanas. Estaría relacionado con la ausencia de aguas permanentes.*
- 24.** *Se ha confeccionado la curva de crecimiento para las ratas de agua de Doñana a partir de los cambios en el peso de los individuos recapturados. Con ella estimamos que, como término medio, una hembra es subadulta entre los 72 y los 113 días y un macho entre los 66 y 105 días, siendo en ambos casos jóvenes o adultos por encima de esos valores.*
- 25.** *Durante el verano (periodo más desfavorable del año) las ratas de agua de Doñana ralentizaron su desarrollo, llegando incluso los animales más grandes a perder peso de forma habitual.*

7.1

Tamaño de las Ratas de Agua de Doñana

7.1.1. INTRODUCCIÓN

Entre las características principales de los roedores semiacuáticos está el gran tamaño que alcanzan con respecto a otros roedores de las mismas familias. Entre los arvicolinos los géneros *Arvicola* y *Ondatra* son los de mayor tamaño (Gromov y Polyakov 1992) y la rata de agua americana, *Microtus richardsoni*, es la especie de mayor tamaño de su género en ese continente (Klaus y Beauvais 2004). La existencia de diferencias de tamaño corporal entre poblaciones de animales se relaciona con una adaptación para una mayor eficacia biológica (Peters 1983, Calder 1984). Tamaños mayores podrían estar indicando ambientes más estables, retrasos en la adquisición de la madurez sexual, mortalidad diferencial, etc. (Peters 1983, Calder 1984).

Otra de las adaptaciones específicas de los roedores semiacuáticos es la modificación en el tamaño y forma de la cola. *Arvicola* y *Ondatra* son los géneros que presentan una mayor longitud relativa de la cola dentro de los arvicolinos (Gromov y Polyakov 1992), e incluso en el género *Arvicola* los morfotipos correspondientes con las subespecies cavadoras tienen la cola más corta que los morfotipos acuáticos (Ventura 2002). Esta mayor longitud de la cola se relaciona con su uso como timón y propulsión a la hora de nadar y bucear (Strachan 1997, 1998).

Las ratas de agua de Doñana, a pesar de pertenecer a una especie ampliamente reconocida como acuática (Ventura 2004), viven en ambientes que habitualmente permanecen secos. Si las tendencias a nivel intraespecífico se manifiestan igual que las observadas a nivel interespecífico, podríamos esperar que las ratas de agua de Doñana presenten una tendencia a diferenciarse en estos caracteres típicos, pareciéndose más a las especies de arvicolinos que viven en ambientes terrestres. Si esto es así, las ratas de agua de Doñana serían más pequeñas y tendrían la cola más corta que las de otras poblaciones, siendo el objetivo de este capítulo testar esta hipótesis.



7.1.2. MATERIAL Y MÉTODOS

Hemos analizado las diferencias de tamaño para 3 medidas corporales, tomadas de forma igual a la nuestra por los otros autores: la longitud cabeza-cuerpo, la longitud de la cola y el peso. Estas medidas se han comparado con los valores dados en los dos únicos estudios existentes con suficiente tamaño muestral: Delta del Ebro (Ventura 1988) y sur de Navarra (Garde y Escala 1996a).

Estos autores estructuran sus datos indicando los valores de cada medida en función de 6 clases de edad, establecidas a partir del pelaje y mudas, el estado sexual, el peso del cristalino, la morfología craneana y mandibular, las crestas interorbitarias y los parámetros somatométricos (Garde et al. 1993). En nuestro estudio, al no trabajar con animales muertos, hemos podido asignar los animales anestesiados a 4 de las 5 clases de edad en función de la muda (Tabla 7.1), observable exteriormente. Tan sólo hemos encontrado problemas en los dos tipos de edad mayores, pues la muda resulta un criterio ineficaz en estas dos edades (Garde et al. 1993). En nuestro caso hemos considerado un solo tipo de edad que englobaría los dos de los otros autores.

Clase Edad Doñana	Descripción	Clase Edad Otros
0→	Individuos con el primer pelaje (juvenil), sin improntas melánicas en el tegumento o solamente con indicios	←0
1→	Individuos con primer pelaje o parte de él y con improntas melánicas de topografía regular correspondientes a la primera muda	←1
2→	Individuos con segundo pelaje totalmente constituido, o con improntas regulares correspondientes a las primeras fases de la segunda muda	←2
3→	Individuos con improntas de tipo regular o irregular correspondientes a las últimas fases de la segunda muda	←3
4-5→	Individuos con pelaje adulto; sin improntas melánicas o con ellas, en cuyo caso pueden ser regulares o más frecuentemente de tipo irregular	←4
	Individuos con pelaje adulto, sin improntas melánicas o con ellas, en cuyo caso son siempre irregulares	←5

TABLA 7.1.- Criterios de asignación de edad en función de la muda. Se indican los valores asignados a Doñana y los asignados por otros autores para las poblaciones del Delta del Ebro y Navarra.



En ambos estudios los datos se indican con los valores medios, la desviación estándar y el tamaño de muestra. Hemos comparado los valores con los de Doñana, mediante una ANOVA de una vía para cada tipo de edad y medida. Para los tipos de edad 4 y 5 se han comparado los valores de Doñana con los de animales de tamaño 4 de las otras dos poblaciones. Dado que para cada medida se han realizado 15 comparaciones diferentes (5 edades * 3 poblaciones) se ha aplicado la corrección de Bonferroni (Rice 1989, Krebs 1998), por lo que el valor de significación se ha establecido en $0,05/15=0,003$.

Dada la distancia entre las poblaciones del Delta del Ebro y Navarra (ambas en el norte de la Península) y con el objeto de ver si las diferencias encontradas tienen un carácter regional o local, se ha dispuesto del peso (única medida de la que tenemos certeza que es tomada igual por todos los colectores) de los animales capturados en localidades cercanas a Doñana (provincias de Sevilla y Huelva) y depositados en las colecciones de la Estación Biológica de Doñana ($n=6$) y el Museo de Ciencias Naturales de Madrid ($n=2$). Con una tabla de proporciones para una curva normal de una cola (Zar 1999), se ha estimado la probabilidad de que cada peso, si fuera tomado al azar, correspondiera a la población de Doñana. Esta se ha obtenido a partir del valor de

$$(7.5) \quad Z = \frac{(X_i - \bar{x})}{S}$$

donde X_i es el peso del animal de la colección, \bar{x} es la media del peso en la población de Doñana y S su desviación estándar.

La longitud relativa de la cola se ha comparado con la población del Delta del Ebro, que es para la que se tienen datos, y para una muestra de 15 animales capturados y medidos por nosotros en la cuenca del río Bergantes (Castellón). Todos los individuos fueron asignados a las categorías de edad 3 a 5. Las comparaciones se hicieron con una ANOVA de una vía.

7.1.3. RESULTADOS

En la Tabla 7.2 se indican los valores medios, desviación estándar y tamaño de muestra de las poblaciones de Navarra, Delta del Ebro y Doñana. Entre las poblaciones de



Navarra y Delta del Ebro sólo se han encontrado diferencias significativas en una de las medidas tomadas (cola de los machos de edad 4). La población de Doñana muestra diferencias significativas en todas las medidas y todas las edades con las otras dos poblaciones, salvo en las que el tamaño de muestra es muy reducido, siendo en todos los casos aquellas más pequeñas.

La probabilidad de que la muestra de animales procedentes de las provincias de Sevilla y Huelva depositados en las colecciones se hubiese tomado en Doñana resultó muy baja ($p < 0,001$). De hecho 7 de los 8 animales pesaban más de 200 g, cuando en Doñana sólo alcanzaron este peso el 4,5% de los animales la primera vez que fueron capturados ($n=926$). Uno de los animales de las colecciones pesó 280 g cuando el máximo observado en Doñana fue de 266 para todas las capturas existentes ($n=2.662$).

La relación entre la longitud de la cola y la longitud de la cabeza más el cuerpo fue de $0,56 \pm 0,03$ (media \pm SD, $n=406$). Ésta resultó significativamente menor ($F=121,46$, $p < 0,001$) que la dada para el Delta del Ebro ($0,61 \pm 0,03$, $n=101$) o la encontrada por nosotros en el río Bergantes ($0,60 \pm 0,02$, $n=15$). Estas últimas no mostraron diferencias entre sí.

longitud cabeza-cuerpo en hembras												
edad	NAVARRA				DELTA DEL EBRO				DOÑANA			n
	media	sd	n	P	media	sd	n	p	media	sd	n	
0	131,83	11,39	6	*	118,50	0	1	n.e.	119,75	9,13	16	
1	160,17	11,39	12	***	163,80	7,24	5	***	141,80	7,94	25	
2	178,85	6,43	13	***	174,22	10,20	11	***	155,82	7,50	83	
3	188,14	6,98	22	***	187,68	3,39	8	***	169,92	8,33	38	
4	197,43	7,73	65	***	196,11	6,38	21	***				
5	211,67	6,51	39		209,00	6,50	10		185,90	9,26	131	

longitud cabeza-cuerpo en machos												
edad	NAVARRA				DELTA DEL EBRO				DOÑANA			n
	media	sd	n	P	media	sd	N	p	media	sd	n	
0	114,50	13,44	2	n.s.	130,00	0	1	n.e.	124,29	8,93	34	
1	156,23	8,94	13	***	-	-	0	n.e.	141,95	5,94	42	
2	183,18	4,73	11	***	175,20	6,43	5	***	160,16	6,42	50	
3	191,00	6,08	34	***	188,96	5,35	13	***	172,46	6,57	26	
4	199,67	7,93	66	***	197,15	5,30	23	***				
5	213,69	6,97	74		207,55	7,38	27		188,52	9,45	172	

TABLA 7.2.- (Sigue)



Longitud cola en hembras											
edad	NAVARRA				DELTA DEL EBRO				DOÑANA		
	media	sd	n	P	media	sd	n	p	media	sd	n
0	72,17	5,74	6	*	70,00	0	1	n.e.	66,00	4,86	16
1	93,67	5,88	12	***	95,66	6,82	6	***	78,80	6,10	25
2	103,62	4,72	13	***	108,90	5,77	11	***	87,58	5,48	83
3	110,62	8,30	26	***	112,81	2,76	8	***	95,89	6,17	38
4	113,24	6,85	66	***	117,61	7,61	21	***	105,49	6,21	131
5	117,98	6,17	40		124,00	8,82	10				

Longitud cola en machos											
edad	NAVARRA				DELTA DEL EBRO				DOÑANA		
	media	sd	n	P	media	sd	n	p	media	sd	n
0	65,54	6,36	2	n.s.	72,00	0	1	n.e.	69,56	6,86	34
1	92,57	6,79	14	***	-	-	0	n.e.	80,02	5,18	42
2	108,00	6,89	12	***	106,70	8,29	5	***	89,30	5,18	50
3	113,32	5,94	34	***	115,26	4,87	13	***	97,73	6,52	26
4	115,48	6,78	66	***	122,00	8,43	23	***	106,06	6,86	172
5	122,16	6,53	71		125,07	8,67	26				

peso en hembras											
Edad	NAVARRA				DELTA DEL EBRO				DOÑANA		
	media	sd	n	P	media	sd	n	p	Media	sd	n
0	57,63	15,71	6	*	39,00	0	1	n.e.	44,19	8,55	16
1	115,98	23,97	12	***	112,50	14,83	5	***	68,92	10,35	25
2	151,55	13,28	13	***	148,45	20,07	11	***	91,88	11,62	83
3	188,98	25,04	22	***	179,37	9,82	8	***	118,50	11,56	40
4	214,45	32,84	62	***	207,78	17,02	21	***	159,65	22,76	133
5	249,44	30,98	39		235,50	21,64	10				

peso en machos											
Edad	NAVARRA				DELTA DEL EBRO				DOÑANA		
	media	sd	n	P	media	sd	n	p	media	sd	n
0	41,70	12,30	2	n.s.	53,00	0	1	n.e.	47,85	9,07	34
1	105,46	18,91	13	***	-	-	0	n.e.	71,12	8,78	42
2	161,83	12,56	10	***	151,00	15,93	5	***	98,98	12,27	50
3	183,13	19,14	30	***	171,66	11,24	12	***	123,50	13,33	26
4	213,02	22,22	62	***	214,78	20,08	23	***	166,10	23,93	178
5	263,80	28,37	38		254,44	25,61	27				

TABLA 7.2.- Valores medios, desviación estándar y tamaño de muestra para cada medida y tipo de edad de las poblaciones de rata de agua del sur de Navarra, Delta del Ebro y Doñana. Sólo se indica la significación encontrada en las comparaciones con la población de Doñana. Con un asterisco se indica si la diferencia resultó significativa con un valor de $p < 0,05$, con tres asteriscos la significación con la corrección de Bonferroni ($p < 0,003$), con n.s. se indican las comparaciones no significativas al nivel 0,05 y con n.e. las comparaciones no evaluadas por escaso tamaño de muestra.



7.1.4.- DISCUSIÓN

Las ratas de agua de Doñana fueron entre un 10 y un 25% más pequeñas que las de Navarra y el Delta del Ebro en todas las medidas tomadas y en todas las edades. Únicamente con los animales recién destetados se observan tamaños similares, pero la reducida muestra de las poblaciones septentrionales no nos permite confirmar esta tendencia (Figura 7.1). El menor tamaño de las ratas de agua de Doñana puede responder a diversas causas.

El efecto de la latitud: regla de Bergman

Se ha descrito que el tamaño corporal de los animales homeotermos está correlacionado con la temperatura ambiental media, y por tanto con la latitud (Regla de Bergman, Mayr 1956). Tanto las ratas de agua de Navarra como las del Delta del Ebro se sitúan en una latitud superior a la de Doñana. Ambas se encuentran en zonas de clima mediterráneo, más continental en el caso de las de Navarra, y aunque las temperaturas medias son más frías que en Doñana, esta diferencia no parece ser tan grande como para provocar una diferencia de tamaño tan elevada. Por otro lado los animales existentes en las colecciones de localidades cercanas a Doñana fueron también mayores. La mitad de ellos (incluido el individuo de mayor tamaño) correspondían a una localidad situada a la misma latitud, altitud y a solo unos 50 kilómetros de nuestra zona de estudio, en la que las ratas de agua ocupan caños con agua a lo largo de todo el año. No parece, por tanto, que este menor tamaño sea una consecuencia de las predicciones de la regla de Bergman, pues este efecto se debería detectar en un área mayor que la comarca de Doñana.

¿Falta de alimento?

El pequeño tamaño de los animales de Doñana pudiera ser consecuencia de una reducción en el crecimiento motivada por deficiencias tróficas derivadas de los particulares lugares en los que viven. Las ratas de agua de Doñana mantienen una dieta muy similar a la de otras poblaciones (Capítulo 4.1) y a lo largo del año hay periodos en los que la abundancia de alimento es muy elevada, mientras que en otros es muy reducida. En estos periodos incrementan menos de peso e incluso llegan a perder (Capítulo 7.2), pudiendo todo ello afectar al tamaño final de los animales. Estudios de traslocación de animales de Doñana a zonas con abundancia de agua todo el año ayudarían a clarificar este punto.



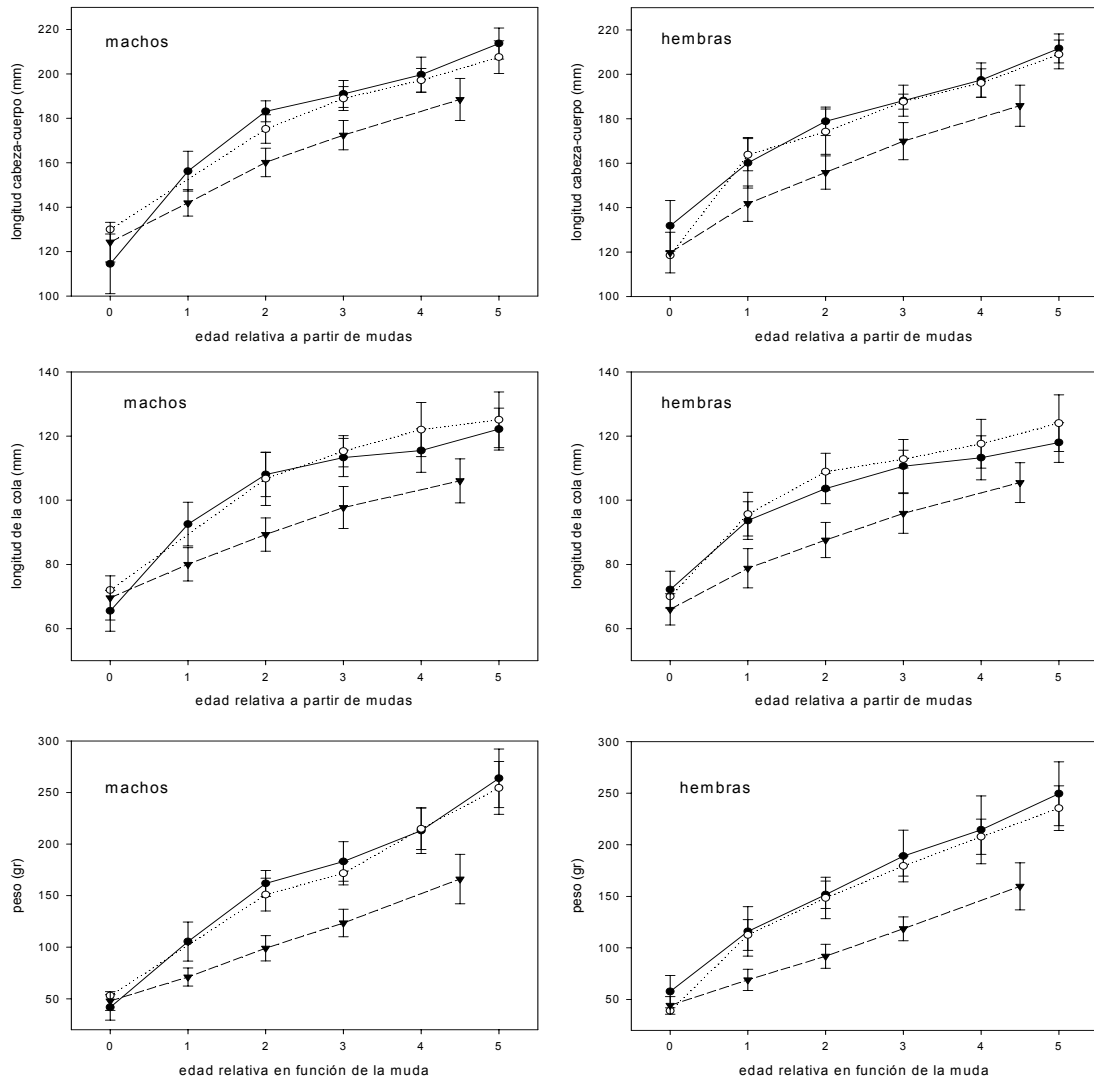


FIGURA 7.1.- Evolución de las tres medidas tomadas en machos y hembras de rata de agua en función de su edad relativa. Con círculos vacíos se indican los valores de la población del Delta del Ebro, los círculos rellenos los del Sur de Navarra y los triángulos los de Doñana.

Adaptación a las particulares condiciones de Doñana

Como se ha visto más arriba, el mayor tamaño del género *Arvicola* dentro de su familia se ha relacionado con una vida ligada a la presencia de aguas permanentes (con una disponibilidad trófica constante, una reducción de la depredación en los ambientes acuáticos y una mejora en la regulación de la temperatura corporal), siendo todas las especies terrestres (p.e. todas las del género *Microtus*) de menor tamaño (Gromov y



Polyakov 1992). Según estas previsiones, a una población que vive en ambientes que no se inundan habitualmente le sería más rentable tener una morfología más cercana a *Microtus* que a *Arvicola*. En la bibliografía hemos encontrado descrito un fenómeno similar al nuestro en Siberia. Allí las poblaciones de *Arvicola terrestris* presentan una gradación en el tamaño corporal en función del tiempo que estas vivan en zonas inundadas, siendo mayores los individuos de poblaciones ligadas a ríos o lagunas y menores las ligadas a pastizales (Panteleyev, 1968).



7.2

Crecimiento y Cambios en el Peso

7.2.1. INTRODUCCIÓN

Establecer el patrón de crecimiento de los animales de la población objeto de estudio es muy útil para poder obtener una serie de valores importantes en la estima de parámetros biológicos: con ella se podrá estimar la fecha de nacimiento de las crías lo que ayudará a establecer con precisión los periodos reproductivos, permitirá conocer las diferencias de tasa de incremento y tamaño máximo alcanzado por cada sexo, importantes a la hora de establecer el tipo de estructura social o permitirá detectar respuestas a la disponibilidad de recursos, peculiar en nuestra zona de estudio. Los diversos modelos propuestos de crecimiento para mamíferos mantienen un patrón común: en las primeras etapas de la vida los animales crecen muy rápido, ralentizándose posteriormente el crecimiento hasta prácticamente estabilizarse, una vez llegado a la edad adulta (Ricklefs 1967, Majkowski y Uchmanski 1980, Zullinger et al. 1984).

El ajuste de la curva de crecimiento aporta un modelo general promedio. No obstante, el crecimiento no tiene por que ser constante y puede variar frente a distintas situaciones (Martinet y Spitz 1971, Sauer y Slade 1986, Negus et al. 1992, Gliwicz 1996). Muchos pequeños mamíferos que viven en ambientes fuertemente estacionales pasan a lo largo de su ciclo vital por periodos de escasez de alimentos, que se sitúan habitualmente en el periodo invernal y que provocan una reducción en el peso corporal (Iverson y Turner 1974, Merritt y Zegers 1991, Ellison et al. 1993). En Doñana el periodo estival es en el que las plantas pasan por un periodo de estrés hídrico que repercute en su desarrollo. Nuestra hipótesis es que será el verano en el que pasarán por el periodo más desfavorable, lo que se manifestará tanto en las crías de rata de agua (ralentizando su crecimiento) como en los adultos (perdiendo peso).



Los objetivos de este capítulo son describir el patrón de crecimiento general de la rata de agua en Doñana y analizar el efecto que sobre el crecimiento a distintas edades tienen la estación del año, el sexo y la edad del animal.

7.2.2. MÉTODOS

Ajuste de la Curva de Crecimiento

El patrón de crecimiento se puede establecer a partir de distintas fuentes de información. Por un lado estarían los valores obtenidos a partir de muestreos transversales. Estos incluyen información de individuos capturados en el campo que son medidos y a los que se les puede asignar la edad por otros métodos. La mayor parte de estas técnicas supone el sacrificio del animal, siendo una de las más habitualmente empleadas en topillos el peso del cristalino (Martinet 1966, Le Louarn 1971, Bourlière et Spitz 1975, Garde y Escala 1995). Por otro lado estarían los métodos que emplean muestreos longitudinales, en los que cada animal es medido en distintos periodos de su vida. Dentro de estos se incluyen a los animales criados en cautividad y al tipo de información empleada en el presente estudio, en el que los animales son capturados regularmente en el campo pero no se les puede asignar la edad por otros métodos

Se ha ajustado un modelo de crecimiento para el peso siguiendo el método desarrollado para el coipú (*Myocastor coypus*), a partir de datos recogidos de forma similar a los del presente estudio (Dixon et al. 1979, Willner et al. 1980, Willner et al. 1983). Este método presenta la ventaja de que los animales tienen que ser capturados sólo dos veces, no es necesario conocer su edad y no se requiere el sacrificio del animal.

Con los datos de peso y fecha de la primera y la segunda captura se calcula la tasa de cambio, estimada como una fracción del peso inicial (Dixon et al. 1979, Willner et al. 1980, Willner et al. 1983):

$$(7.1) \quad tc = \frac{P_2 - P_1}{P_1(t_2 - t_1)}$$



donde P_1 y P_2 son los pesos en la primera y segunda captura y (t_2-t_1) es la diferencia de fechas entre las dos capturas. Se han calculado las tasas de cambio para todos los animales capturados en más de una ocasión.

Entre las particularidades que pueden provocar una variabilidad en el peso no achacable al crecimiento ni a efectos medioambientales se encuentran el volumen del tracto digestivo en un momento dado y el estado de preñez de las hembras:

- Las ratas de agua llegan a ingerir a diario el 85% de su peso (Drozd et al. 1971, Gromov y Poliakov 1992), aunque se ha observado que en topillos esta ingesta no se realiza de una sola vez, necesitando en *Microtus ochrogaster* al menos dividir esta toma en 6 veces (Zynel y Wunder 2002). Si la rata de agua funciona igual, el momento en el que se encuentre el volumen del tracto digestivo puede hacer variar el peso cerca de un 15%. Este efecto se ve minimizado al usar trampas de vivo pues los animales pasan un tiempo en la trampa (Holisova 1973, Zejda 1992). Además hemos considerado solo las tasas de cambio cuando el periodo entre dos trampeos sucesivos es superior a 15 días.
- El patrón de crecimiento embrionario en los roedores está muy conservado, produciéndose mayormente, en la parte final del desarrollo prenatal (Nadeau 1985), por lo que el efecto del peso de la gestación sólo será relevante durante un número reducido de días. Para minimizar este efecto no se han considerado los valores si en la primera o última captura se observó que las hembras podían encontrarse en un avanzado estado de gestación.

Con estas restricciones, se han estimado 559 tasas de cambio para 346 individuos (193 hembras y 153 machos). El periodo entre dos capturas sucesivas ha oscilado entre los 15 días de requisito mínimo hasta 286 días.

Las tasas de cambio por unidad de tiempo calculadas usando la fórmula (7.1), se pueden aproximar a una tasa continua, en la que la tasa de cambio a lo largo del tiempo disminuye a medida que el peso aumenta.

$$(7.2) \quad tct = \frac{1}{P} \frac{dP}{dt} = b \left(\frac{P_{\max}}{P} - 1 \right)$$



Donde dP/dt es la tasa instantánea de cambio en peso (gr/día), P_{\max} es el peso máximo y b es una constante.

Se ha representado la tasa de cambio con respecto al peso de la primera captura y se le ha ajustado la ecuación 7.2 mediante una regresión no lineal por mínimos cuadrados para cada sexo, usando el programa SigmaPlot 9 (Figura 7.2), considerando sólo las tasas de cambio positivas (Dixon et al. 1979, Willner et al. 1980). Esta regresión nos permite obtener los valores de P_{\max} y b .

Integrando la ecuación (7.2) se obtiene el modelo de ganancia en peso (Dixon et al. 1979, Willner et al. 1980, Willner et al. 1983):

$$(7.3) \quad P = (P_{\max} - P_0)(1 - e^{-bt}) + P_0$$

donde P_0 es el peso al nacimiento ($\bar{x} = 7,35; n = 4$).

Se puede estimar la edad de un animal en días despejando la variable t de la Fórmula 6.3. El cálculo de la edad quedaría:

$$(7.4) \quad t = \frac{\ln \left(1 - \left(\frac{P_i - P_0}{P_{\max} - P_0} \right) \right)}{-b}$$

Efecto de la edad, el sexo y la época del año en la tasa de cambio en peso

Dos procesos diferentes afectan al cambio en el peso de los animales. Por un lado estaría el proceso implicado en el crecimiento que se concentra principalmente en las etapas juveniles, y por otro las variaciones afectadas por condicionantes ambientales, que se pueden dar a lo largo de toda la vida. Con el objeto de minimizar la interacción entre los dos procesos a la hora de analizar el efecto ambiental se ha optado por analizar por separado las tasas de cambio de peso para animales que eran adultos o no adultos en la primera captura.

Se han empleado los valores obtenidos de los animales capturados en las lagunas sometidas a seguimiento estacional. La variable dependiente ha sido la tasa de cambio por día, calculada para el cambio de peso entre dos estaciones de captura sucesivas. Como en



cada estación se realizaban dos sesiones de capturas, se ha tomado la media de peso y de fecha para cada estación a la hora de compararla con la siguiente. En total se ha contado con 224 adultos capturados en estaciones sucesivas y 58 juveniles.

Los juveniles siempre incrementaron el peso entre dos capturas sucesivas, por lo que se han buscado diferencias en la tasa de incremento de peso entre sexo y estación de captura, mediante el uso de test no paramétricos (test de Mann-Whitney y test de Kruskal-Wallis).

En los adultos hubo incrementos, pero también pérdidas de peso. Por ello se ha analizado la probabilidad de que un animal adulto pierda o gane peso. Así se le asignó el valor de 0 si la tasa de incremento era negativa y 1 si era positiva. Como variables independientes se incluyeron el sexo, la estación y el peso del animal en la primera captura. Debido a que se han usado diversos parches y dos años de trampeo, los puntos dentro de cada parche y los trampeos de cada año no son estadísticamente independientes por lo que se han usado Modelos Mixtos Lineales Generalizados, usando el GLIMMIX procedure del paquete estadístico SAS (SAS statistical Package version 9.1; SAS 2003), incluyendo como variables aleatorias el año de captura y el código de la laguna.

7.2.3. RESULTADOS

Curva de Crecimiento

En la Figura 7.2 se representan las tasas de cambio para el peso en machos y hembras de Doñana así como la curva ajustada. En la Tabla 7.3 aparecen los valores de los parámetros b y P_{\max} estimados a partir de las curvas. En la Figura 7.3 se detallan las curvas de crecimiento para los machos y hembras de rata de agua en Doñana.

	b	error est.	P_{\max}	error est.
Machos	0,0107	0,0005	189,54	4,60
Hembras	0,0095	0,0005	182,64	4,53

TABLA 7.3.- Valores de los parámetros de la curva de crecimiento para machos y hembras de Doñana.



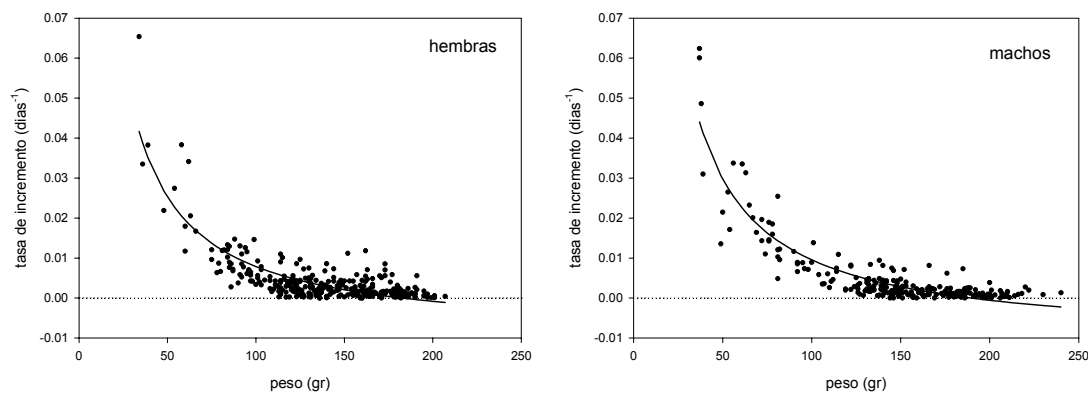


FIGURA 7.2.- Tasas de cambio en peso para machos y hembras de rata de agua en Doñana.

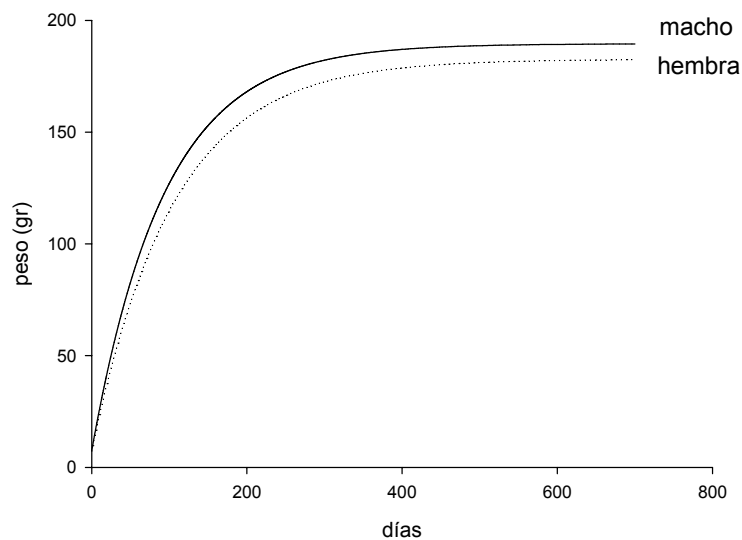


FIGURA 7.3.- Curvas de crecimiento para machos y hembras de rata de agua.

Asignación de edad absoluta

El cálculo de la edad absoluta en función del peso para machos y hembras queda de la forma:

$$\begin{aligned} \text{♂} \quad t &= \frac{\ln\left(1 - \left(\frac{P_i - 7,35}{189,54 - 7,35}\right)\right)}{-0,0107} & \text{♀} \quad t &= \frac{\ln\left(1 - \left(\frac{P_i - 7,35}{182,64 - 7,35}\right)\right)}{-0,0095} \end{aligned}$$

Este método es aplicable en edades jóvenes con una cierta precisión, mientras que en animales adultos la variabilidad es tan grande que invalida la técnica. No obstante sí



pueden estimarse las edades en días en las que un animal deja de ser joven o empieza a ser adulto, al producirse estos episodios a una edad relativamente temprana. Con el modelo de crecimiento se estima que una hembra es subadulta (para los pesos de 94 y 123 gr; Capítulo 3.1) entre los 72 (66-79 rango de variación) y 113 (103-126) días, siendo joven o adulta por encima y por debajo de esos valores. Con los machos (para los pesos de 100 y 130) los subadultos se sitúan entre los 66 (61-72) y 105 (95-115) días.

Efecto de la edad, el sexo y la época del año en la variación de peso

En los animales juveniles, los machos crecieron de media una tasa de $0,010 \pm 0,007$ (incremento en el número de gramos por día y gramo de peso; media \pm SD; $n=20$) y las hembras $0,007 \pm 0,004$, es decir un animal de 100 g incrementó 1 g de peso al día en los machos y 0,7 g en las hembras. Estas diferencias no resultaron significativas al nivel de 0,05 ($U=53,5$; $p=0,058$).

En lo que respecta a la estación del año en los animales juveniles (Figura 7.4) en otoño ($0,004 \pm 0,0006$; $n=5$) se registraron niveles que resultaron intermedios entre los de primavera ($0,01 \pm 0,006$; $n=33$) y verano ($0,003 \pm 0,002$; $n=15$). Esta última estación es la que presentó niveles inferiores de incremento, mientras que en el invierno ($0,01 \pm 0,003$; $n=5$) se registraron los niveles mayores. La ausencia de datos de machos en otoño nos impidió testar la presencia de interacciones.

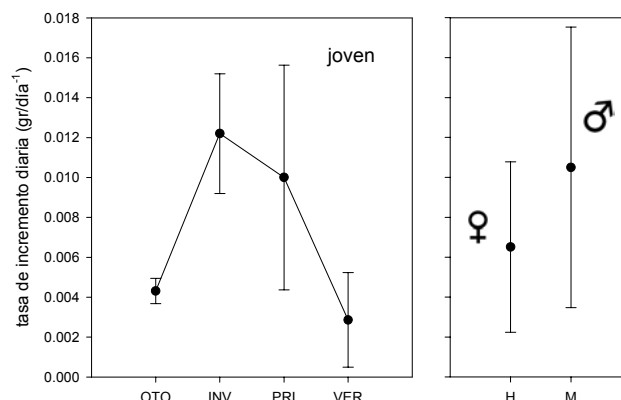


FIGURA 7.4.- Evolución de la tasa media ($Lsmeans \pm SEM$), de incremento en jóvenes en función de la estación del año y el sexo.



El modelo final para los animales adultos incluyó las tres variables (Figura 7.5). Los machos tuvieron una tendencia mayor a ganar peso que las hembras ($F_{[1,212]}=6,16$, $p=0,014$), siendo esta tendencia a ganar o perder peso diferente entre estaciones ($F_{[3,212]}=2,7$, $p=0,047$). En otoño es la estación en la que más probabilidades tienen los animales de ganar peso, con respecto al peso que tienen al final del verano. En esta última estación es en la que mayor probabilidad tienen de perder peso.

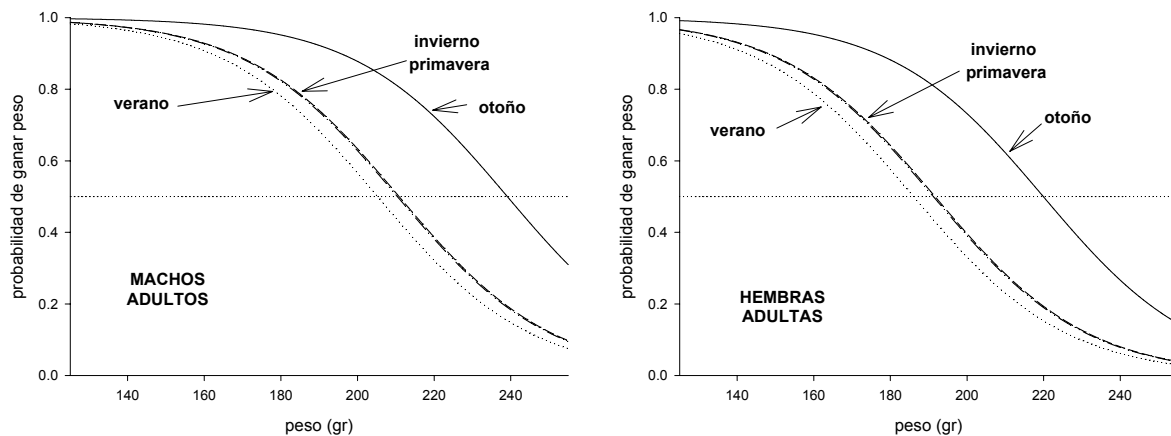


FIGURA 7.5.- Evolución de la probabilidad de ganar o perder peso en adultos de rata de agua de Doñana en función de su sexo, peso y la época del año.

7.2.4. DISCUSIÓN

Las ratas de agua de Doñana alcanzan el peso a partir del cual pueden ser consideradas adultas poco antes de los 4 meses de edad, creciendo más rápido los machos que las hembras. Esta mayor tasa de crecimiento se refleja en el peso medio alcanzado por los animales adultos, que tuvo una ratio de 1,04 (macho/hembra), muy similar al encontrado en los animales con sistema de apareamiento promiscuo (Boonstra et al. 1993).

El fuerte estrés hídrico que sufre la vegetación durante el periodo estival hace que muy pocas plantas presenten crecimiento activo, con la consiguiente limitación en la disponibilidad de alimento y ausencia de metabolitos inductores del crecimiento y la



reproducción (Berger et al. 1981, 1992). Durante este periodo, los juveniles presentaron las menores tasas de crecimiento. Las mayores tasas las mostraron en las épocas más productivas, principalmente en el invierno y primavera. Durante el otoño el bajo valor encontrado puede ser debido a la ausencia de datos de machos, siendo el valor dado exclusivo de las hembras, que tienen un crecimiento más lento. Los adultos de rata de agua durante el verano ralentizaron su desarrollo y los animales más grandes perdieron peso de forma habitual. Una vez pasado el verano y con las primeras lluvias del otoño, la vegetación vuelve a crecer y las ratas de agua recuperan el peso perdido. Durante el invierno y la primavera, con las ratas ya recuperadas después del otoño, los animales adultos tienden a mantener el peso.

Una adaptabilidad de las tasas de crecimiento frente a condiciones ambientales cambiantes, puede resultar beneficiosa y los animales presentan habitualmente una plasticidad que repercute en la eficacia biológica de la especie (Case 1978, Werner y Anholt 1993, Abrams y Rowe 1996, Abrams et al. 1996, Arendt 1997). En esta línea, y en los periodos menos productivos del año, se ha encontrado que los arvicolinos tienden a reducir de peso, lo que se relaciona con una adaptación en la que tamaños más pequeños tienen una menor demanda energética que los tamaños mayores (Iverson y Turner 1974, Wolff y Lidicker 1980, Merritt y Zegers 1991). La misma relación se ha encontrado con otros pequeños mamíferos que viven en ambientes sometidos a periodos estacionales de lluvia y sequía (Ellison et al. 1993). En Doñana no nieva y el frío invernal es reducido (en los dos años de trampeo de este estudio se registró sólo 1 día de helada). Sin embargo, el estricto clima mediterráneo de la comarca hace que el fuerte calor estival, unido a la sequía, afecte a la disponibilidad de hierba, principal recurso trófico de las ratas de agua. La reducida tasa de crecimiento observada en las ratas de agua de Doñana durante los meses estivales, es consecuencia de la escasa disponibilidad trófica y permitirá a los animales pasar con mayor éxito este periodo estival.



8

Supervivencia



conclusiones CAPÍTULO 8

26. *En la revisión bibliográfica realizada sobre dieta de depredadores, se ha detectado la presencia de ratas de agua como dieta de 32 especies, de las que 1 era un pez, 2 eran reptiles, 19 aves y 10 mamíferos. El rango de depredadores que pueden capturar una rata de agua en un momento dado es muy amplio, hasta el extremo de que prácticamente se podría afirmar que cualquier depredador puede capturar una rata de agua.*

27. *El depredador de ratas de agua más eficiente es el que presenta una dieta más generalista. Especialmente efectivo será el que se alimente de forma habitual de peces o invertebrados acuáticos, micromamíferos y conejos. Los depredadores más efectivos de ratas de agua han sido el visón americano y el meloncillo. Este último es el principal depredador de ratas de agua en Doñana.*

28. *Se ha estudiado la supervivencia en los distintos parches sometidos a trampeos estacionales. Estos valores son en realidad una supervivencia aparente pues están condicionados por la mortalidad y la dispersión. Las hembras tuvieron tasas de supervivencia significativamente mayores que los machos. Por su lado los juveniles las tuvieron menores que los adultos y subadultos.*

29. *La supervivencia se mantuvo constante en cada grupo de edad y sexo entre estaciones, salvo en los machos jóvenes y en machos en edad de dispersión. En los primeros pudo haber existido un fuerte componente estocástico, debido al pequeño tamaño muestral. En los segundos la supervivencia disminuyó a la mitad en el periodo de dispersión, lo que se relaciona con este fenómeno.*

30. *La esperanza de vida de los machos se situó en los 3,8 meses y en las hembras en 5,2 meses. Sólo el 6,9% de los machos y el 15% de las hembras, alcanzaron a vivir más de un año*

8.1

¿Quién depreda sobre las ratas de agua?

8.1.1.- INTRODUCCIÓN

Las características físicas y de comportamiento de las presas tienen una importancia primordial a la hora de definir su vulnerabilidad (Kaufman y Wagner 1973, Kaufman 1974, Derting y Cranford 1989). Los arvicolinos son un grupo de especies con un tamaño adecuado para multitud de depredadores y de hecho son capturados por un enorme número de ellos (Pearson 1985). En latitudes septentrionales, donde la riqueza de arvicolinos es muy superior a la de latitudes más bajas, existen incluso diversas especies especializadas en el consumo de este grupo de animales. Entre los mamíferos, los mustélidos, principalmente la comadreja (*Mustela nivalis*) y el armiño (*Mustela erminea*) se consideran especialistas (Korpimäki et al. 1991, Korpimäki 1993, Hanski et al. 2001), presentando respuestas tanto funcionales como numéricas a los ciclos de población de los topillos (Erlinge 1974, Delattre 1983, Jedrzejewski et al. 1995). Entre las rapaces son principalmente las especies de hábitos nocturnos las consideradas especialistas, teniendo comportamientos nomádicos en función de la densidad de las presas (Hanski et al. 2001).

Los estudios realizados en España (Garde y Escala 1993a) parecen indicar un reducido papel de la rata de agua en la dieta de los depredadores, hecho que contrasta con la importante presencia de las ratas de agua británicas (especie ecológicamente gemela de la nuestra) en la dieta de diversas especies de depredadores, principalmente el zorro (*Vulpes vulpes*), el visón americano (*Mustela vison*), la nutria (*Lutra lutra*), la garza real (*Ardea cinerea*) y la lechuza común (*Tyto alba*), en los que aparece como presa habitual (>10%) (revisión en Forman 2005).

El objetivo de este capítulo es establecer la importancia que representa la rata de agua en los depredadores ibéricos, viendo cuáles depredan sobre ella e identificando los más eficientes, haciendo especial hincapié en los presentes en Doñana. A partir de esta información, intentaremos inferir qué características de los depredadores hacen que la rata



de agua pase a formar parte de su dieta o que características de la rata de agua son las que lo evitan.

8.1.2.- MATERIAL Y MÉTODOS

De forma preliminar, se han considerado como potenciales depredadores de rata de agua a todos los que incluyen vertebrados en su dieta. Para el presente apartado se han revisado un total de 256 estudios sobre alimentación realizados en España, correspondientes a 69 especies (Tabla 8.1). A estos estudios les hemos sumado datos personales no publicados del área de Doñana de análisis de la dieta de lechuza (n=12.153 presas), cárabo (n=22 presas), búho chico (n=109 presas), elanio azul (n=479 presas) y nutria (n=136 excrementos). Todo ello nos ha servido para detectar la presencia de rata de agua en la dieta de estas especies.

Para su análisis se han seleccionado los datos procedentes de estudios de dieta con más de 30 presas, descartando los que indicaban los datos como frecuencia de aparición, o los que no detallaban la abundancia de las presas más escasas (agrupándolas habitualmente en categorías superiores). Con estas restricciones hemos podido contar con datos procedentes de 48 depredadores, en 243 estudios*depredador (muchos estudios incluyen la dieta de varios depredadores) y 320.416 presas, de las que 964 eran ratas de agua. Con el objeto de determinar objetivamente el grado de especialización del depredador y su relación con el consumo de ratas de agua, se ha calculado un índice de diversidad trófica (índice de Simpson; $D = 1 - \sum p_i^2$, donde p_i es la proporción de cada grupo de presas en la muestra), sobre los grupos de especies presa animales (invertebrados, aves, anfibios/reptiles, peces, mamíferos). No hemos tenido en cuenta ni la carroña ni los vegetales pues estos no precisan de una captura activa. Una menor diversidad implicará una mayor especialización en la dieta. Inicialmente y con el objeto de clarificar si la diversidad trófica pudiera ser consecuencia del tamaño de muestra, hemos calculado si existía correlación entre estos dos valores. Por último, se ha buscado si existe relación entre la diversidad trófica y la abundancia relativa de la rata de agua en la dieta de cada depredador mediante una correlación de Spearman.



Especie	Nº estudios revisados	Especie	Nº estudios revisados
PECES		<i>Milvus milvus</i>	12
<i>Esox lucius</i>	1	<i>Pernis apivorus</i>	4
REPTILES		<i>Asio flammeus</i>	6
<i>Lacerta lepida</i>	3	<i>Asio otus</i>	14
<i>Hemorrhois hippocrepis</i>	2	<i>Athene noctua</i>	8
<i>Coronella austriaca</i>	1	<i>Bubo bubo</i>	9
<i>Coronella girondica</i>	3	<i>Strix aluco</i>	9
<i>Rhinechis scalaris</i>	2	<i>Tyto alba</i>	34
<i>Malpolon monspessulanus</i>	3	<i>Ciconia ciconia</i>	3
<i>Natrix maura</i>	3	<i>Ciconia nigra</i>	1
<i>Natrix natrix</i>	1	<i>Corvus corax</i>	2
<i>Vipera latasti</i>	4	<i>Corvus corone</i>	1
<i>Vipera seoanei</i>	3	<i>Corvus monedula</i>	1
AVES		<i>Cyanopica cyanus</i>	1
<i>Ardea cinerea</i>	5	<i>Lanius collurio</i>	3
<i>Ardea purpurea</i>	3	<i>Lanius excubitor</i>	2
<i>Botaurus stellaris</i>	1	<i>Lanius senator</i>	2
<i>Bubulcus ibis</i>	5	<i>Pica pica</i>	2
<i>Nycticorax nycticorax</i>	2	MAMÍFEROS	
<i>Phalacrocorax Carbo</i>	2	<i>Canis familiaris</i>	1
<i>Accipiter gentilis</i>	10	<i>Canis lupus</i>	9
<i>Accipiter nisus</i>	5	<i>Felis silvestris</i>	7
<i>Aquila adalberti</i>	8	<i>Genetta genetta</i>	11
<i>Aquila chrysaetos</i>	11	<i>Herpestes ichneumon</i>	5
<i>Buteo buteo</i>	10	<i>Lutra lutra</i>	16
<i>Circaetus gallicus</i>	6	<i>Lynx pardinus</i>	6
<i>Circus aeruginosus</i>	4	<i>Martes foina</i>	6
<i>Circus cyaneus</i>	2	<i>Martes martes</i>	6
<i>Circus pygargus</i>	8	<i>Meles meles</i>	4
<i>Elanus caeruleus</i>	6	<i>Mustela lutreola</i>	1
<i>Falco naumanni</i>	9	<i>Mustela nivalis</i>	1
<i>Falco peregrinus</i>	5	<i>Mustela putorius</i>	2
<i>Falco subbuteo</i>	4	<i>Mustela vison</i>	6
<i>Falco tinnunculus</i>	8	<i>Ursus arctos</i>	2
<i>Hieraaetus fasciatus</i>	14	<i>Vulpes vulpes</i>	7
<i>Hieraaetus pennatus</i>	12	<i>Sus scrofa</i>	4
<i>Milvus migrans</i>	12		

TABLA 8.1.- Listado de los depredadores de los que se han revisado los estudios de dieta.

8.1.3.- RESULTADOS

Se ha detectado la presencia de ratas de agua en la dieta de 32 especies de depredadores, de las que 1 era un pez, 2 eran reptiles, 19 aves y 10 mamíferos (Tabla 8.2). En ningún caso representó más del 5% de la presencia en la dieta. Entre los estudios concretos, sólo en 4 la especie sobrepasa este valor. Dos de ellos en Sierra Nevada con el búho real (27,03%, n=37; Ruiz-Bustos y Camacho 1973) y el gato montés (8,46%, n=402; Monleón y Gil-Sánchez 2003). Uno es con el visón americano en el río Tormes en Salamanca (14,22%, n=443; García 1999) y el último se refiere al ratonero en Guadarrama (5,66%, n=159; Veiga 1985).



Especie presente en Doñana	Depredación confirmada en Doñana	Depredador	N	% peces	% conejo	% micro mamífero	% <i>Arvicola sapidus</i>	D
PECES								
no	no	<i>Esox lucius</i>	*	*	*	*	*	*
REPTILES								
si	no	<i>Natrix maura</i>	260	41,92	0	0	0,77	0,65
si	no	<i>Vipera latasti</i>	332	0	0	63,55	0,30	0,51
AVES								
si	no	<i>Ardea cinerea</i>	3.364	75,27	0,15	0,60	1,52	0,40
si	no	<i>Ciconia ciconia</i>	1.137	0	0	0,44	0,18	0,02
si	si*	<i>Elanus caeruleus</i>	867	0	0	78,09	1,15	0,34
si	no	<i>Milvus migrans</i>	2.417	10,34	26,48	5,59	0,50	0,72
si	no	<i>Milvus milvus</i>	11.152	0,28	14,63	16,06	0,46	0,68
si	no	<i>Circus aeruginosus</i>	3.019	0,60	14,44	22,43	2,48	0,64
si	no	<i>Accipiter gentilis</i>	1.753	0	24,99	0,86	0,06	0,48
si	si*	<i>Buteo buteo</i>	2.082	0,05	0,72	8,69	0,58	0,35
si	no	<i>Aquila adalberti</i>	5.842	0,10	36,56	1,03	0,03	0,53
no	no	<i>Aquila chrysaetos</i>	2.599	0	36,90	1,31	0,27	0,53
si	no	<i>Hieraaetus pennatus</i>	665	0	27,67	0,90	1,20	0,58
no	no	<i>Hieraaetus fasciatus</i>	1.492	0	31,84	2,35	1,14	0,58
si	no	<i>Falco tinnunculus</i>	5.924	0	0,02	5,00	*	0,29
si	si*	<i>Tyto alba</i>	85.189	0,001	0,04	89,61	0,27	0,18
si	no	<i>Bubo bubo</i>	13.303	1,21	28,94	36,67	2,03	0,40
si	si	<i>Athene noctua</i>	38.104	0	0,03	4,65	0,005	0,11
si	si*	<i>Strix aluco</i>	4.787	0	1,78	52,16	0,15	0,55
si	no	<i>Asio otus</i>	25.864	0	0,03	91,54	0,05	0,15
si	si*	<i>Asio flammeus</i>	1.442	0	0,07	80,65	0,07	0,32
MAMÍFEROS								
no	no	<i>Mustela vison</i>	2.046	33,92	0,10	4,45	3,28	0,68
si	si*	<i>Mustela putorius</i>	*	*	*	*	*	*
no	no	<i>Martes foina</i>	3.232	0,19	1,27	16,83	0,28	0,55
si	no	<i>Meles meles</i>	7.088	0	4,67	0,34	*	0,20
si	no	<i>Lutra lutra</i>	13.338	65,88	0,06	0,40	0,19	0,52
si	si*	<i>Herpestes ichneumon</i>	2.698	0,11	16,94	13,71	1,00	0,71
si	si*	<i>Genetta genetta</i>	3.547	1,75	2,14	40,63	0,54	0,67
si	si*	<i>Felis silvestris</i>	883	0	11,10	65,23	4,64	0,22
si	si	<i>Lynx pardinus</i>	1.989	0	72,30	3,82	0,05	0,31
si	si*	<i>Vulpes vulpes</i>	4.584	0,02	9,90	14,53	*	0,47

TABLA 8.2. – Leyenda en la página siguiente.



TABLA 8.2(cont.).- Listado de depredadores en los que se ha citado la presencia de rata de agua como presa. Se indican las especies que están presentes y si se ha localizado la rata de agua como presa en Doñana. N= número de presas animales capturadas (sin incluir ni carroña ni vegetales) de todos los estudios de la especie. D= valor de diversidad del índice de Simpson.

Los valores de % son con relación al número de presas. Con un * en la columna de Depredación Confirmada en Doñana, se indica que este hecho se ha observado a lo largo de este estudio. Con un * en las columnas de % hace referencia a que en los estudios en los que se cita la rata de agua como presa se indican las presas como frecuencia de aparición y no como número de presas. (Valverde 1967, Garzón 1968, Araujo et al. 1973, Díez y Morillo 1973,

Fernández-Cruz 1973, Elosegui 1973, Herrera 1973, López-Gordo 1973, Ruiz-Bustos y Camacho 1973, Delibes 1974, Delibes 1975, Delibes et al. 1975, Hiraldo et al. 1975, Vericad et al. 1976, Ballarín 1977, Ibáñez e Ibáñez 1977, López-Gordo et al. 1977, Nadal y Palaus 1977, Arroyo 1978, Campos 1978, Delibes 1978, Melendro et al. 1978, Pérez-Mellado 1978, Corral et al. 1979, Callejo et al. 1979, Amores 1980, Delibes 1980, Máñez 1981, Aymerich 1982, Benzal 1982, Campos 1982, Delibes et al. 1983, Máñez 1983, Alemany et al. 1984, Brunet-Lecomte y Delibes 1984, Donázar y Ceballos 1984, Delibes et al. 1984, Calviño et al. 1984, Lázaro 1984, López-Nieves y Hernando 1984, González y González 1984, Veiga et al. 1984, Ruiz-Olmo et al. 1984, Dueñas y Peris 1985, Veiga 1985, Bustamante 1985, GEDEB 1986, Ortega y Casado 1986, Romero 1986, Callejo y Delibes 1987, Vidal y Delibes 1987, Callejo 1988, Fernández 1988, Nuevo 1988, Alegre et al. 1989, Campos 1989, Donázar 1989, Guitián y Bermejo 1989, Pleguezuelos y Moreno 1989, Campos 1990, Palomares 1990, Alegre et al. 1991, González 1991, Ortega y Casado 1991, Palomares y Delibes 1991, Ruiz-Olmo y López-Martín 1993, Bueno 1994, Leiva et al. 1994, Roman 1995, Gil-Sánchez 1998, Padial 1998, Serrano 1998, García 1999, Serrano 1999, Carvalho y Gomes 2001, Domínguez y Pena 2001, García y Cervera 2001, Rodríguez 2002, Monleón y Gil-Sánchez 2003, Morales et al. 2004, Caballero 2005, Melero 2007, Santos et al. 2007, Obs. Pers.)

Existe una correlación positiva y significativa entre el índice de diversidad y la abundancia relativa de ratas de agua tanto si consideramos todas las especies de depredadores con las que se cuenta con datos ($r_s=0,38$, $p=0,008$, $n=48$) como si consideramos sólo las que tenemos certeza de que han consumido en alguna ocasión rata de agua ($r_s=0,46$, $p=0,01$, $n=30$). El valor de diversidad trófica no correlacionó con el número de presas en los estudios ($r_s=0,02$; $p=0,89$; $n=48$; $r_s=-0,20$; $p=0,29$; $n=30$).

El depredador que principalmente ingirió ratas de agua en Doñana fue el meloncillo. Existen tres estudios de dieta realizados en la comarca: uno de ellos en el Coto del Rey, donde como ya vimos la rata de agua no está presente (Capítulo 2.1) y por tanto no aparece en la dieta (Palomares y Delibes 1991b), otro en la Reserva Biológica donde la rata de agua constituyó el 1,5 % de las presas animales consumidas (Palomares y Delibes 1991a) y el tercero en La Rocina donde la rata de agua apareció en el 43,7% de los excrementos y contenidos estomacales analizados (Delibes et al. 1984). Por nuestra parte, hemos detectado de forma habitual al meloncillo en las lagunas y junqueras y hemos encontrado excrementos con restos de rata de agua. En un caso concreto en una laguna



capturamos en julio de 2001 42 animales, que pasaron a sólo 10 en el mes de octubre. Coincidiendo con este brusco descenso detectamos una letrina de meloncillo en el interior de la laguna en la que la mayoría de los excrementos contenían restos de rata de agua.

8.1.4.- DISCUSIÓN

Componente taxonómico de la depredación

El rango de los depredadores que pueden capturar ratas de agua en un momento determinado es muy amplio, hasta el extremo de que prácticamente se podría afirmar que cualquier depredador puede capturar una rata de agua. Para muchas especies no existen estudios de dieta y si existen, o tienen un bajo tamaño de muestra o no se determinan las presas a nivel de especie. En este apartado pretendemos realizar un repaso de las especies que se han confirmado como depredadores de rata de agua o que probablemente pasarían a engrosar esta lista si se elaborasen estudios adecuados.

Entre los peces depredadores autóctonos no existen citas de alimentación sobre mamíferos y parece poco probable que lo hagan, aunque las truchas comunes (*Salmo trutta*) de mayor tamaño sí capturan pequeños peces y anfibios (Doadrio 2002) y conocemos el caso de un pequeño mamífero no determinado hallado en el tracto digestivo de una trucha (M. Delibes, com. pers.). No obstante sí se han encontrado pequeños mamíferos depredados por especies exóticas introducidas en ríos ibéricos, principalmente el siluro (*Silurus glanis*), que puede depredar incluso sobre juveniles de coipú (*Myocastor coypus*) (Aliev 1966), y el lucio (*Esox lucius*), citándose en la dieta de este último la presencia de rata de agua (Domínguez y Pena 2001).

Dentro de los reptiles son principalmente los ofidios los que depredan sobre los pequeños mamíferos. Entre los presentes en Doñana la culebra de escalera (*Rhinechis scalaris*), la culebra bastarda (*Malpolon monspessulanus*) y la víbora hocicuda (*Vipera latasti*), presentan dietas en las que los mamíferos son las presas más importantes, siendo las dos primeras capaces de ingerir incluso pequeños conejos (Valverde 1967, Díaz-Paniagua 1976). Sólo en la víbora se ha encontrado a la rata de agua como presa (Santos et al. 2007) aunque no existe mucha información sobre la dieta de estas especies. Las tres son potenciales depredadoras y pueden ser encontradas frecuentemente entre la hierba del fondo de las lagunas secas de nuestra zona de estudio, siendo incluso más habituales que



en las zonas exteriores (obs. pers.). El lagarto ocelado (*Lacerta lepida*) tiene una dieta eminentemente insectívora, aunque puede depredar sobre pequeños mamíferos y se ha citado la captura de un gazapo en Doñana (Chapman 1893, en: Valverde 1967). La culebra de escalera y la culebra bastarda son potenciales depredadores de camadas, pues habitualmente depredan sobre nidos subterráneos (Valverde 1967), encontrando Chapman (1893, en Mountfort 1958) en el tracto digestivo de un lagarto una puesta y un adulto de abejaruco, por lo que no es descartable su impacto sobre las crías en nido de ratas de agua.

En los estudios de alimentación de 11 de las 23 especies de rapaces diurnas habituales en la península se registra la presencia de rata de agua. Las ausencias se detectan en las de dieta más especializada: necrófagas (*Gyps fulvus*, *Aegypius monachus*, *Neophron percnopterus* y *Gypaetus barbatus*), ornitófas (*Accipiter nisus*, *Falco peregrinus* y *Falco subbuteo*), insectívoras (*Falco naumanni* y *Pernis apivorus*) o herpetófagas (*Circaetus gallicus*). Todas ellas depredan muy escasamente sobre mamíferos y por lo tanto resulta complicado que capturen una rata de agua. Entre las rapaces nocturnas se ha citado la presencia de ratas de agua en la dieta de todas ellas salvo en el autillo (*Otus scops*) especie insectívora de pequeño tamaño, y en la lechuza de Tengmalm (*Aegolius funereus*) especie forestal de alta montaña. Las ardeidas son también potenciales depredadores, aunque sólo se ha confirmado en la garza real (*Ardea cinerea*). Esta especie es habitual consumidora de la forma acuática de *Arvicola terrestris*, citándose en el Reino Unido porcentajes de presencia elevados en la dieta (Lowe 1954, Forman 2005). El carácter oportunista de la cigüeña blanca (*Ciconia ciconia*) hace que también depreda sobre rata de agua (Melendro et al. 1978, Lázaro 1984), mientras que en el único estudio consultado sobre dieta de la cigüeña negra (*Ciconia nigra*) ésta depredó exclusivamente sobre invertebrados y peces (Domínguez et al. 1985). Aunque no existen observaciones no sería descartable la depredación por parte de los láridos, en esta línea, hemos observado a la rata topera (*Arvicola terrestris cantabriae*) como integrante de la dieta de las gaviotas patiamarillas (*Larus cachinnans*) nidificantes en el Pantano del Ebro en Burgos (obs. pers.). Por último tampoco parece improbable la depredación de juveniles por parte de algunos passeriformes como los alcaudones (género *Lanius*) o los córvidos (géneros *Corvus* y *Pica*).

En la dieta de 10 de los 15 mamíferos carnívoros ibéricos se ha citado la presencia de ratas de agua. Tan solo no aparece en las que no se han realizado estudios o estos son



muy escasos: la comadreja (*Mustela nivalis*), el armiño (*Mustela erminea*) o el visón europeo (*Mustela lutreola*) y en los dos mayores carnívoros: el lobo (*Canis lupus*) y el oso (*Ursus arctos*). En las tres primeras es habitual la presencia de *Arvicola terrestris* en su dieta en el resto de Europa (Erlinge 1981, Maran et al. 1998, Macdonald et al. 2002) por lo que si se desarrollasen estudios en profundidad en España se detectaría con certeza la presencia de ratas de agua. En el oso y el lobo tampoco es descartable la presencia ocasional de ratas de agua en la dieta pues en el primero se ha citado la presencia de la rata topera (Naves et al. 2006) y el carácter oportunista de los lobos hace que puedan llegar a capturar topillos (*Microtus arvalis*), si estos son abundantes (L.M. Barrientos Com. Pers., Obs. Pers.).

Características de los depredadores

La rata de agua presenta un tamaño a caballo entre lo que se conoce como micromamíferos (por ejemplo el resto de arvicolinos, murinos o pequeños insectívoros) y los mesomamíferos (principalmente lagomorfos). Las edades juveniles tienen el mismo tamaño que los adultos de los primeros y las edades adultas tienen similar tamaño que los juveniles de los segundos. En el ámbito ibérico, muchos depredadores presentan preferencias hacia los lagomorfos (principalmente el conejo *Oryctolagus cuniculus*), mientras otros de menor tamaño lo hacen hacia los micromamíferos (Herrera e Hiraldo 1976, Delibes e Hiraldo 1981). No obstante, y a pesar de que la dieta se basa en uno u otro grupo, no resulta inusual que incluyan presas del otro, siendo por tanto ambos potenciales depredadores. Por otro lado, los hábitos acuáticos de las ratas de agua hacen que, de forma accidental puedan ponerse al alcance de depredadores de peces o invertebrados acuáticos, que puedan capturarlas incidentalmente convirtiéndose en potenciales depredadores.

Una observación detallada de la composición de la dieta de los depredadores de rata de agua confirma nuestras sospechas. De entre los depredadores en los que la rata de agua constituye más de 1% de las presas animales, la garza real y el visón americano basan su dieta en peces e invertebrados acuáticos. El elanio azul y el gato montés lo hacen sobre micromamíferos, mientras que el búho real, el meloncillo y el aguilucho lagunero también consumen un elevado número de ellos. El conejo es pieza fundamental en la



alimentación de las águilas calzada, perdicera, aguilucho lagunero y búho real. Por último el meloncillo complementa su dieta con anfibios, reptiles e invertebrados.

La presencia de una correlación significativa entre la especialización trófica del depredador y la importancia relativa de la rata de agua en su dieta nos viene a indicar que el depredador más eficaz de ratas de agua será el que presente una mayor eficiencia en la captura del mayor número de grupos de presas, especialmente peces, conejos y micromamíferos. Dos especies de carnívoros son las que presentan la mayor tasa de depredación sobre ratas de agua y a la vez tienen una elevada diversidad trófica: el meloncillo y el visón americano. Ambas especies son introducidas en la península: el meloncillo en tiempos históricos (Palomares 2002) y el visón a lo largo del siglo XX (Bravo 2002). El visón americano se ha identificado como uno de los principales factores de riesgo para la forma acuática de *Arvicola terrestris* (Woodroffe y Lawton 1990, Barreto et al. 1998, Macdonald et al. 2002) y existen evidencias de que está afectando a las ratas de agua ibéricas (Román, en prensa). Su carácter generalista y adaptado al agua, pudiendo depredar tanto peces como micromamíferos, debe de encontrarse detrás del impacto recibido por las poblaciones de ratas de agua.

En Doñana no hay visones y sólo encontramos al meloncillo. Esta especie selecciona las zonas de monte negro, habitualmente ligado a la presencia de lagunas, y junqueras (Palomares y Delibes 1991c), lugares en los que se instalan las colonias de rata de agua. El meloncillo no parece depredar en el agua, pero la tipología de las colonias de rata de agua de Doñana (generalmente en zonas secas) hace éstas sean especialmente accesibles, por lo que el meloncillo se postula como principal depredador de ratas de agua en Doñana. A pesar de ello no hay que descartar el potencial efecto local de otros depredadores como la gineta, de la que hemos encontrado habitualmente letrinas en el interior de los vasos lagunares, el turón, del que conocemos un caso de extinción de una colonia ligada a la presencia de un individuo de esta especie, y el elanio azul, especie recientemente asentada en la comarca y que ha incluido en su dieta a la rata de agua de forma habitual (10 ratas de agua aparecidas entre 479 presas), pueden tener en algunas colonias de rata de agua.



La rata de agua se defiende

Existen cada vez un número mayor de evidencias que sugieren que, con el objeto de incrementar su eficacia, los depredadores intensifican la búsqueda de presas en lugares donde los rastros dejados por éstas se acumulan (Magnhagen 1991, Zuk y Kolluru 1998). Los carnívoros terrestres se guían por el olor dejado para marcar territorios, marcas sociales o sexuales (Banks et al. 2000, Ylönen et al. 2003), mientras que las rapaces detectan la reflectancia ultravioleta de la orina (Viitala et al. 1995, Koivula y Viitala 1999).

Por su parte la rata de agua no presenta armas defensivas, contando sólo con su capacidad de huida para hacer frente a un elevado número de estrategias depredadoras. Además viven en colonias, en las que construyen caminos por los que circulan de forma habitual, y establecen letrinas que visitan con mayor frecuencia que otros lugares (Román 2003, Capítulo 3.1), por lo que ocupan un espacio reducido y fácilmente detectable por los depredadores. Tres mecanismos, complementarios, son los que pueden estar usando las ratas de agua de Doñana para evitar la depredación.

- La construcción y mantenimiento de vías de escape. Durante el presente estudio raramente hemos capturado a las ratas de agua fuera de los caminos o letrinas (Capítulo 3.1), que, al contrario de lo que pasa con otras especies de roedores (como *Rattus*) se mantienen despejados de vegetación, que es cortada tanto superior como inferiormente (Román 2003, Capítulo 3.1), para facilitar el tránsito por ellos.
- Un buen conocimiento de estas vías de escape: los animales juveniles más inexpertos, y por tanto con un conocimiento menor de estos lugares, son los que presentan una mayor mortalidad.
- La selección de hábitat: estableciendo las colonias y ubicando los nidos donde la vegetación herbácea y de helófitos es más tupida.

Fuera de Doñana las ratas de agua cuentan con la ventaja de vivir entre dos ambientes claramente diferenciados: el terrestre y el acuático. No existen prácticamente depredadores capaces de capturar presas de ambos ambientes. En Doñana, la presencia de agua suficiente en las lagunas como para servir de refugio es poco habitual. No obstante, en años muy lluviosos si puede existir agua suficiente, siendo esperable que en estos años la supervivencia de los animales sea mayor y muchos parches con escasa



vegetación puedan convertirse en hábitats favorables al disponer de agua como refugio y por tanto ocuparse.

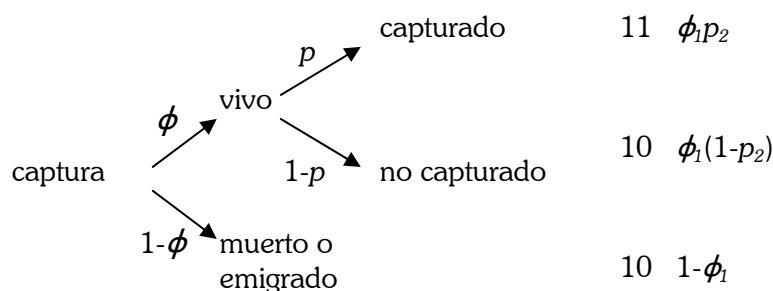


8.2

Variación en las Tasas de Supervivencia en función del sexo, la edad y la época del año

8.2.1. INTRODUCCIÓN

Los análisis cuantitativos de la supervivencia se realizan habitualmente sobre la base de estudios de captura-recaptura (o reencuentro). En nuestro caso los animales son capturados vivos y soltados de nuevo vivos, sin que tengamos evidencias de la muerte o no de los animales no recapturados, por ello el tipo de modelos con el que trabajaremos es lo que se conoce como modelos de Cormack-Jolly-Seber (Cormack 1964, Jolly 1965, Seber 1965). En estos se tienen en cuenta no solo los parámetros de supervivencia sino también las probabilidades de recapturar o no el animal si este está vivo (Lebreton et al. 1992, White y Burnham 1999). Estos modelos basados en las tasas de recaptura de animales marcados, asumen que los individuos de un determinado grupo tienen las mismas probabilidades de supervivencia (habitualmente representado con la letra ϕ) entre el tiempo t y $t+1$. Por otro lado también asumen que los individuos tienen la misma probabilidad de ser capturados en el momento $t+1$ (habitualmente representado como p_{t+1}) (Lebreton et al. 1992). Básicamente las situaciones que nos podemos encontrar entre dos periodos de trampeo se pueden representar como (White y Burnham 1999):



donde las probabilidades de capturar de nuevo un animal están condicionadas por el producto entre la probabilidad de que haya sobrevivido hasta la segunda sesión y la probabilidad de ser recapturado $\phi_1 p_2$, mientras que la probabilidad de que no sea capturado en la segunda sesión es la suma de dos probabilidades: por un lado puede que el animal haya muerto o emigrado $1-\phi_1$ o puede que esté vivo en la misma zona y no haya sido recapturado $\phi_1(1-p_2)$, por lo que la probabilidad de que no se recapture el animal será igual a $1-\phi_1 + \phi_1(1-p_2)$.

La tasa de supervivencia que se puede estimar a partir de los valores de captura y recaptura es en realidad una tasa de “supervivencia aparente”, dado que está condicionada por la mortalidad pero también por la migración (White y Burnham 1999).

Entre la mortalidad, uno de los elementos clave es la depredación. Los arvicolinos son especies presa de multitud de depredadores, por lo que deben sobrevivir a situaciones muy variadas (revisión en Pearson 1985 y sobre depredadores de *Arvicola sapidus* en Garde 1992 y presente estudio). Diversas particularidades de la rata de agua pueden provocar mortalidades diferenciales en función de los sexos o las épocas del año:

- Frente a una disponibilidad semejante de alimento, una mayor tasa de crecimiento implicaría dedicar más tiempo a alimentarse con el consiguiente incremento del riesgo de depredación (Lima y Dill 1990, Werner y Anholt 1993), habiéndose encontrado relaciones positivas entre las tasas de crecimiento juvenil y la mortalidad juvenil en especies presa (Abrams y Rowe 1996, Abrams et al. 1996, Gotthard 2000). En nuestro caso encontramos que los jóvenes machos de rata de agua crecen algo más rápido que las jóvenes hembras, por lo que si este crecimiento es a costa de invertir una mayor cantidad de tiempo alimentándose, podría redundar en una mayor mortalidad juvenil de los machos.
- Otro de los factores que pueden encontrarse detrás de una depredación diferencial, es la movilidad de los animales: moverse más incrementa la probabilidad de exponerse a ser detectado por un depredador (Lagerström y Häkkinen 1978, Korpimäki 1985, Werner & Anholt 1993, Koivunen et al. 1996, Petty 1999). Es esperable que los individuos que realicen los mayores desplazamientos presenten tasas de mortalidad superiores que los se mueven menos. En el Capítulo 6.2 vimos que existen diferencias en los movimientos achacables tanto al sexo, como la edad o



la época del año, siendo especialmente notorios los mayores desplazamientos realizados por los machos grandes en periodo reproductor. Si este incremento en los desplazamientos provoca una exposición mayor a la depredación, deberíamos encontrar una tasa de supervivencia reducida en estos machos, frente a este mismo grupo en época no reproductora.

- La protección frente a la depredación es uno de los principales elementos configuradores del hábitat de los arvicolinos y es la percepción de seguridad frente a la depredación (Birney et al. 1976, Longland y Price 1991, Capítulo 5.1) la que parecen tener en cuenta primeramente las ratas de agua al seleccionar las zonas de mayor cobertura vegetal. De hecho diferencias en la selección del hábitat realizadas por distintos individuos y épocas, pueden provocar sesgos en la mortalidad (Cushing 1985, Magnhagen 1991, Klemola et al. 1997). En el Capítulo 5.1 vimos que las hembras adultas de rata de agua seleccionan el hábitat en función de su dominancia, hecho que no se observaba en los machos, ocupando las hembras más grandes las zonas de mayor calidad de hábitat. Por ello, sería esperable que se vieran menos expuestas a la depredación y por tanto presentasen las tasas de supervivencia mayores.

Por otro lado y como ya vimos, la tasa de supervivencia es un valor que nos indica qué animales permanecen vivos en una laguna entre dos eventos de trampeo. Es decir, de los que se capturaron en la primera ocasión cuántos no han muerto o dispersado hasta el siguiente trampeo. Por tanto, el otro elemento configurador de las tasas de supervivencia aparente es la tasa de dispersión. Al igual que ocurre con la mortalidad, si existen sesgos en función de los sexos, edades o época del año en la dispersión y si estos tienen suficiente magnitud, podría detectarse su efecto. Como veremos en el Capítulo 9.1, las ratas de agua dispersan principalmente cuando son adultos pequeños y lo hacen mucho más los machos durante el periodo reproductor, lo que podría provocar una reducción de las tasas de supervivencia de estos animales.

En el presente capítulo vamos a modelar las tasas de supervivencia intentando inferir de ellas qué parámetros biológicos de entre los estimados en los demás capítulos (tanto los que afectan a la mortalidad como a la migración), se ajustan mejor a los patrones encontrados.



8.2.2. MATERIAL Y MÉTODOS

Se han analizado las tasas de supervivencia para los animales capturados estacionalmente a lo largo de dos años de estudio (otoño 2000- verano 2002), en las cinco lagunas con seguimiento estacional, por lo que contamos con 9 trampeos y por tanto podemos estimar 8 tasas de supervivencia. Asumimos que estas lagunas tienen una alta calidad de hábitat, similar entre todas, al haber estado habitualmente ocupadas.

En un primer lugar se ha ajustado un modelo general muy parametrizado, en el que se han considerado, como variables propias de los individuos, el efecto del sexo en dos niveles: macho y hembra, y la edad en 4 niveles: joven (jv), subadulto (sb) y los adultos (ad) divididos en dos clases: los adultos pequeños (a1) que tienen mayor probabilidad de dispersión y los adultos grandes (a2) (ver Capítulos 3.1 y 9.1). Esta división es funcionalmente útil pues hemos visto que establece niveles de dominancia, dispersión o potencialidad reproductiva. Por último, se ha considerado como evoluciona la supervivencia a lo largo del tiempo, tomando como diferentes cada uno de los intervalos entre dos trampeos (8 niveles). Todas las variables se han considerado con sus interacciones y tanto para la estima de la probabilidad de supervivencia como para la estima de las probabilidad de recaptura. Por tanto nuestro modelo general ha sido

$$\phi_{s(2)*e(4)*t(8)} p_{s(2)*e(4)*t(8)}.$$

Las estimas de máxima verosimilitud de los modelos testados para la supervivencia y recaptura estacional se han calculado usando el programa MARK 3.2 (White y Burnham 1999, Cooch y White 2006). Previo a la selección de los modelos se ha estimado si nuestros datos cumplen con las asunciones de los modelos de captura-recaptura (Capítulo 3.1), que básicamente se refieren a la ausencia de animales transeúntes (Test 3sr) y la ausencia de selección en función de la edad (Test 3sm) o el trampeo (Test 2). Para ello se ha estimado la bondad de ajuste (GOF) del modelo completo, $\phi_{s(2)*e(4)*t(8)} p_{s(2)*e(4)*t(8)}$, usando el programa RELEASE implementado en MARK (White y Burnham 1999). La ausencia de significación sugiere que el ajuste del modelo es bueno (Test 2 y 3, RELEASE: $\chi^2=27,62$, g.l.=42, p=0,96).

El grado de sobredispersión ($\hat{c}=c\text{-hat}$) se ha determinado mediante el cociente entre el valor observado de $\hat{c}_{obs.}$ en los datos originales y la media de los valores simulados de $\hat{c}_{boot.}$ mediante bootstraps, repitiendo el proceso 100 veces (Cooch y White 2006). El



resultado ha sido de $\hat{c}=0,94$, muy cercano a 1, por lo que no existe sobredispersión. No obstante y siguiendo las recomendaciones dadas por Cooch y White (2006) y dado que este valor es menor que 1, se ha mantenido en el valor de $\hat{c}=1$.

El programa MARK provee de un valor para la selección de los modelos conocido como AIC_C (Akaike Information Criterion; Burnham y Anderson 1998). Para todos los análisis la selección de modelos sigue el principio de parsimonia, por lo que el modelo con menor valor de AIC_C sería el mejor modelo. No obstante se acepta, por convenio, que los modelos cuyo AIC_C difiere en un valor de 2 o inferior son indistinguibles estadísticamente (Burnham y Anderson 1998). Además MARK indica para cada modelo otro valor conocido como “ AIC_C Weight”, pensado para la selección de modelos y testado de hipótesis, cuyo valor indica la probabilidad relativa de que ese modelo en concreto sea el mejor modelo, comparado con los alternativos (Burnham y Anderson 1998).

Se han construido modelos de edad (Cooch y White 2006) en los que se ha considerado que un animal trampeado inicialmente como joven, es subadulto en el segundo trampeo y adulto grande a partir del tercero. Los que son subadultos en la primera captura se consideran adultos grandes a partir de la segunda y los capturados inicialmente como adultos pequeños serían adultos grandes a partir de la segunda captura. Para el proceso de modelado hemos ido agrupando las distintas categorías siguiendo criterios biológicos (tanto de sexo, edad como de periodo del año) de forma que el número de parámetros en los modelos se ha ido reduciendo. Se han testado tanto modelos multiplicativos como aditivos.

Con el objeto de obtener información general sobre las tasas de supervivencia en función de las categorías de los animales, se han estimado las tasas de supervivencia usando modelos en los que sólo se incluía el sexo (codificado como macho y hembra) o el sexo y la edad (en cuatro niveles). Con los valores obtenidos para los sexos se ha estimado la esperanza de vida como $(T / -\ln(\phi))$ (Paradis et al. 1993, Cooch y White 2006), donde T es el tiempo pasado entre dos muestreos. En nuestro caso, dado que el trampeo es estacional, $T=3$ meses que ocupa cada estación, por lo que el valor lo expresaremos en meses.

A pesar de que debido a la alta tasa de recaptura que se ha obtenido en este estudio no esperábamos variabilidad en este parámetro (ver Capítulo 3.1), se ha modelado



inicialmente este valor manteniendo constante el valor de supervivencia. Después de la reducción en el número de parámetros tanto los relacionados con el tiempo, como con el sexo o la edad, el mejor modelo encontrado es el que mantiene la recaptura constante, siendo la diferencia en el entre el AIC_C de este modelo y el del siguiente de 36,47, teniendo el apoyo del 100% de los datos. En todos los modelos construidos la tasa de recaptura se situó por encima de 0,98. Por tanto, hemos mantenido este parámetro constante en todos los modelos.

8.2.3.- RESULTADOS

Los dos mejores modelos no resultaron significativamente diferentes entre sí, aunque sí se diferenciaron del resto (Tabla 8.3).

Los distintos modelos confirman la existencia de diferencias en la supervivencia debidas al sexo, la edad y la época del año. Las diferencias debidas al sexo aparecen en los 8 mejores modelos, que comprenden en total el 97,8% del apoyo de los datos, siendo en general menores las tasas de supervivencia de los machos que de las hembras. La tasa de supervivencia de los jóvenes resultó claramente menor que la del resto de edades, pues en los 25 mejores modelos (que engloba el 99,9 % del apoyo de los datos) estuvo siempre esta separación. De hecho en el mejor modelo de todos se incluye a todos los demás tipos de edad agrupados frente a los jóvenes. No obstante este no resultó significativamente diferente del que dividía la edad en tres niveles: subadultos/adultos pequeños, frente a jóvenes o adultos grandes. Estos modelos resultaron significativamente diferentes de los que incluían una separación en la supervivencia en jóvenes frente a subadultos y adultos (agrupados los adultos pequeños y los grandes), o la que mantenía la presencia de diferencias en la supervivencia entre 4 niveles de edad.

En lo que respecta a la época del año, los 4 mejores modelos (que incluyen el 95,4 % del apoyo de los datos) agruparon las estaciones de verano/invierno y primavera/otoño, frente a los que consideraban otros tipos de agrupamientos o la consideración de las 4 estaciones como diferentes.

En lo que se refiere al efecto conjunto del sexo, la edad y la época del año, la supervivencia de las hembras no presentó variaciones a lo largo del año en las distintas



edades (Figura 8.1), aunque sí fue en conjunto menor en las hembras juveniles que en las subadultas o adultas.

Orden de modelo	Modelo	AIC _C	ΔAIC _C	AIC _C Weight	K
1	$\phi_{s(\sigma-\varnothing)*e(jv-resto)*t(pri/oto-ver/inv)}$	1146,05	0	0,55	9
2	$\phi_{s(\sigma-\varnothing)*e(jv-sb/a1-a2)*t(pri/oto-ver/inv)}$	1146,92	0,88	0,36	13
3	$\phi_{s(\sigma-\varnothing)*e(jv-sb-ad)*t(pri/oto-ver/inv)}$	1152,17	6,12	0,03	13
4	$\phi_{s(\sigma-\varnothing)*e(jv-sb-a1-a2)*t(pri/oto-ver/inv)}$	1152,72	6,67	0,02	17
5	$\phi_{s(\sigma-\varnothing)*e(jv-sb-a1-a2)*t(pri-resto)}$	1154,02	7,97	0,01	17
28	$\phi_{s(\sigma-\varnothing)}$	1162,69	16,65	0,00	3
34	$\phi_{e(jv-sb-a1-a2)}$	1166,84	20,79	0,00	5
35	$\phi_{t(pri-ver-oto-inv)}$	1167,14	21,10	0,00	5
global	$\phi_{s(\sigma-\varnothing)*e(jv-sb-a1-a2)*t(8)} p_{s(\sigma-\varnothing)*e(jv-sb-a1-a2)*t(8)}$	1408,15	262,10	0,00	156

TABLA 8.3.- Modelos de tasas de supervivencia (ϕ) en ratas de agua de Doñana. Se indican los 5 mejores modelos así como los modelos con los efectos de cada una de las variables por separado y el modelo global. AIC_C: Akaike Information Criterion corregido para pequeñas muestras; ΔAIC_C: diferencia entre el AIC_C del modelo y el mínimo AIC_C; AIC_C Weight: probabilidad relativa de que el modelo sea el mejor modelo; K: número de parámetros estimados;

La supervivencia de los machos jóvenes fue mucho menor en las estaciones de verano/invierno que en las de primavera/otoño. En las edades de subadulto y adultos pequeños la tendencia se invierte, siendo la supervivencia de los machos menor en las estaciones de primavera/otoño que en las de verano/invierno. Los machos adultos grandes mantuvieron una supervivencia similar a lo largo del año.

Independientemente de la época del año y la edad del animal las tasas de supervivencia estacional de los machos, en las 5 lagunas con seguimiento estacional, resultaron menores ($0,45 \pm 0,03$ [0,40-0,51]); media estimada \pm error estándar [intervalo de confianza al 95%]) que las de las hembras ($0,56 \pm 0,02$ [0,52-0,61]). De los 174 machos capturados, en los que el tiempo posterior en que duró el trampeo fue mayor del año, sólo 12 (6,9%) alcanzaron a vivir más de un año (tiempo entre la primera y última captura superior a los 300 días) y 2 seguramente sobrepasaron los dos años con un máximo de 501 días entre la primera y la última captura de un animal que se capturó inicialmente como subadulto. De las 193 hembras capturadas, en los que el tiempo posterior en que duró el trampeo fue mayor del año, 29 (15,0%) superaron el año de edad



y 4 los dos años con un máximo de 663 días de una hembra capturada inicialmente como adulta pequeña. La distribución de frecuencias de hembras capturadas con más de un año de vida en cada laguna resultó diferente de la distribución de capturas ($\chi^2_4=12,45$; $p=0,01$; $n=283$), habiendo una laguna en la que llegaron al año de edad el 24,5 % de las hembras, mientras que en otra laguna no lo hizo ninguna. Con los machos no se detectaron diferencias significativas ($\chi^2_4=5,9$; $p=0,2$; $n=265$).

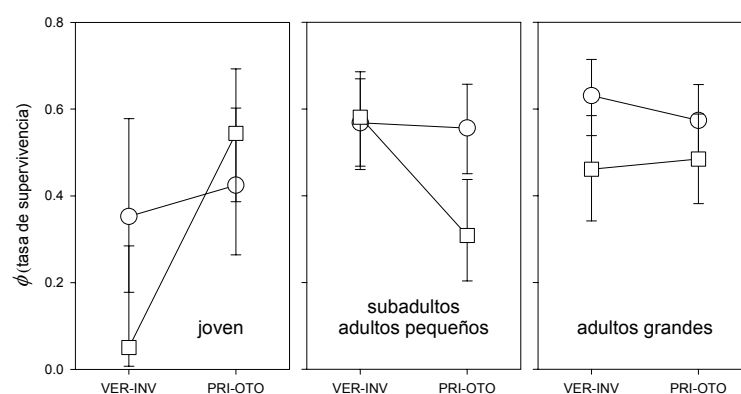


FIGURA 8.1.- Evolución de las tasas de supervivencia entre sexos, edades y periodo del año, estimadas a partir del Modelo 2. Los valores indican la media estimada y el intervalo de confianza al 95%. Los cuadrados indican los machos y los círculos las hembras.

La esperanza de vida media para los machos se situó en 3,8 [3,3-4,5] meses, mientras que para las hembras se situó en 5,2 [4,6-6,1] meses. Para la edad, las tasas de supervivencia de los juveniles, independientemente del sexo y la época del año, fueron claramente inferiores ($0,39 \pm 0,05$ [0,30-0,48]) que para el resto (subadultos: $0,51 \pm 0,04$ [0,42-0,59]; adultos pequeños: $0,53 \pm 0,04$ [0,45-0,60]; adultos grandes: $0,55 \pm 0,02$ [0,50-0,60]).

8.2.4.- DISCUSIÓN

Como norma general las hembras de topillos tienen una tasa de supervivencia mayor que los machos (revisión en Paradis y Guédon 1993) existiendo en nuestra población de estudio variaciones en función de la época del año, el sexo y la edad de los animales.



La supervivencia en los jóvenes

La dispersión en la rata de agua parece encontrarse íntimamente ligada a la reproducción, por lo que los animales juveniles, que no son reproductores, no dispersan (Capítulo 9.1). Por tanto las tasas de supervivencia encontradas en los animales jóvenes son debidas a la mortalidad. De forma tradicional, se acepta que los depredadores habitualmente matan los individuos de peor condición de entre los existentes en una población: enfermos, con heridas, inexpertos, viejos o jóvenes (Errington 1946, 1956). Dentro de este sesgo es habitual que muchos depredadores de arvicolinos centren sus capturas (al menos en algún momento del año) en las edades más jóvenes (Garde y Escala 1993a, Koivunen et al. 1996). Las causas de esta depredación diferencial hay que buscarlas tanto dentro de las características de los depredadores, como de las presas. Muchos depredadores de mediano y pequeño tamaño, principalmente rapaces diurnas y nocturnas, no depredan sobre adultos de rata de agua al tener estos un tamaño difícilmente accesible al depredador (Zamorano et al. 1986, Garde y Escala 1993a). Por su parte la inexperiencia de los juveniles puede provocar que sean más vulnerables que los adultos.

La supervivencia media de machos y hembras jóvenes de rata de agua no resultó diferente, aunque sí se encontraron sesgos entre estaciones en los machos (Figura 8.1). Estos sobrevivieron mucho menos en verano e invierno que en otoño y primavera. Entre las causas que podrían estar provocando sesgos en la supervivencia entre machos y hembras juveniles, está la diferente tasa de crecimiento, mayor en los machos aunque sólo marginalmente significativa. No obstante, no parece lógica la relación entre crecimiento y depredación dado que en invierno se dan las mayores tasas de crecimiento y en verano las menores. Nosotros nos inclinamos a pensar que este resultado puede ser debido principalmente a factores estocásticos fruto del bajo tamaño de muestra con el que trabajamos en estas edades, sobre todo en algunas estaciones, y que se refleja en la gran variabilidad observada.

La supervivencia en los adultos grandes

Los resultados obtenidos a partir de los modelos construidos nos indican que los adultos grandes de rata de agua mantuvieron tasas de supervivencia que siempre fueron mayores para las hembras que para los machos (Figura 8.1). Los adultos grandes tienen



una muy baja probabilidad de convertirse en dispersantes (Capítulo 9.1), por lo que las tasas de supervivencia encontradas serán debidas principalmente a la mortalidad.

El efecto diferencial de la depredación sobre el sexo de los arvicolininos ha sido ampliamente estudiado. Los machos son más vulnerables a los depredadores aéreos, puesto que presentan mayores áreas de campeo que les obligan a una mayor movilidad (Lagerström y Häkkinen 1978, Korpimäki 1985, Koivunen et al. 1996, Petty 1999). Los depredadores terrestres tienden a depredar más sobre las hembras reproductoras, debido a que estas son más conspicuas al estar más ligadas a la presencia de un nido (Cushing 1985, Magnhagen 1991, Klemola 1997, Norrdahl y Korpimäki 1998). En Doñana no existen depredadores terrestres especializados en la captura de arvicolininos: no hay armiños, visones o comadrejas y la presencia del turón es ocasional (Valverde 1960, 1967, Castroviejo 1993, Román et al. 1999), siendo los existentes (zorro, tejón, gineta y meloncillo) principalmente husmeadores, con un comportamiento claramente oportunista (Delibes et al. 1984, Fedriani 1996, Palomares y Delibes 1991, Revilla 1998). De hecho en los diversos estudios sobre la dieta de estas especies sólo se han encontrado ratas de agua depredadas por los meloncillos (2,4% de los mamíferos ingeridos $n=830$) o las ginetas (0,4% de los mamíferos ingeridos $n=460$) (Delibes et al. 1984, Palomares 1990, Palomares y Delibes 1991). Esta ausencia de depredadores terrestres especializados puede estar detrás de la menor mortalidad de las hembras frente a los machos.

La supervivencia en las edades intermedias

El protocolo de trampeo desarrollado a lo largo del estudio, con muestreos estacionales, hace que en los tres meses que transcurren entre capturas los animales tengan tiempo para crecer pasando, durante ese tiempo, por una o dos categorías de edad. Por ello se han empleado para los análisis modelos de edad (Cooch y White 2006) a los que se les puede indicar este hecho. Dentro de los cambios de edad más importantes están los que implican el tránsito de las edades no reproductoras a las reproductoras. Los modelos que han resultado más satisfactorios han sido los que han agrupado a las clases de edad subadulto y adultas pequeñas. Ambas tienen en común que durante el periodo entre trampeos atraviesan por esta última categoría: los subadultos en los tres meses que pasan entre trampeos llegan a la edad de dispersión y los adultos pequeños inician el intervalo entre dos trampeos en esa misma edad. Durante estas edades no existen grandes



diferencias en el comportamiento o movilidad entre los sexos (Capítulo 6.2), que puedan provocar diferencias en la mortalidad, aunque sí en la selección de hábitat, siendo las hembras de este grupo las que ocupan las zonas con menor protección (Capítulo 5.1). Por otro lado, los machos adultos pequeños son los que presentan una mayor probabilidad de dispersión (Capítulo 9.1), que se centra en el periodo reproductor. Por tanto si la dispersión tiene suficiente entidad sería esperable un descenso en la supervivencia de los machos de estas edades en periodo reproductor. Los resultados apuntan a esta última opción (Figura 8.1), reduciéndose la supervivencia en los machos pequeños en un 27%, aproximadamente la mitad de la observada en las hembras de la misma edad o los mismos machos en periodo no reproductor.

Esperanza de vida

Las especies de arvicolinos se caracterizan por presentar una reducida esperanza de vida, situada por French et al. (1975) en 3,05 meses para un arvicolino tipo, siendo muy raros los individuos que sobrepasan el año (French et al. 1975, Paradis y Guédon 1993). No existe información previa sobre la esperanza de vida ni la longevidad de la rata de agua. En las *Arvicola terrestris* británicas, especie ecológicamente gemela, la esperanza de vida se sitúa en 5,4 meses (Macdonald y Barrett 1993) encontrando Stoddart (1971) que la mayor parte de los animales desaparecen antes de los 4-5 meses de edad, habiendo algunos que llegarían a los dos años. Excepcionalmente unos pocos animales sobreviven durante 3 inviernos (Strachan 1997). En Doñana las ratas de agua presentan una esperanza de vida intermedia entre los valores citados. Muy pocos animales sobreviven a edades superiores al año y, al menos en las hembras, no lo hacen por igual en todas las lagunas. Ello puede estar indicándonos diferencias en la calidad del hábitat en los distintos parches, lo que unido a la ausencia de depredadores terrestres especializados en arvicolinos (que tienden a capturar más hembras que machos), hace que se produzca estas diferencias en la esperanza de vida.

Las diferencias en la supervivencia entre machos y hembras parecen producirse durante las edades adultas y están motivadas tanto por la dispersión como por la mortalidad diferencial entre sexos y son la causa de la diferente sex-ratio observada entre los animales adultos en las colonias.



9

Dispersión



conclusiones CAPÍTULO 9

31. Durante el presente estudio hemos encontrado 32 animales que han cambiado de colonia. De ellos 25 fueron machos y 7 hembras. Estas frecuencias difirieron significativamente de la proporción de juveniles capturados en las lagunas.

32. Las observaciones realizadas sitúan a la dispersión fuertemente ligada al ciclo reproductor de las ratas de agua. Durante el periodo estival no se han observado animales en dispersión. El pico principal de dispersión tiene lugar poco después del pico principal de reproducción.

33. Durante el otoño, con las primeras lluvias y el inicio de la reproducción, se producen las primeras dispersiones de animales. Estas las realizan los ejemplares que han nacido en la primavera anterior y que no han tenido tiempo de crecer hasta la edad de reproducción, antes de la llegada del verano. Durante la primavera dispersan los animales que han nacido durante el otoño y unos pocos animales nacidos en invierno. El desplazamiento del pico de dispersiones primaverales frente al pico de reproducciones (al inicio de la primavera) puede estar motivado por la ausencia de animales en edad de dispersión: los animales nacidos en la primavera anterior ya habrían dispersado y los nacidos en el otoño todavía no tienen edad para hacerlo.

34. Los machos dispersaron una distancia media de 838 m y las hembras 695 m, no siendo significativas las diferencias. El 95% de la distribución de distancias de dispersión se situó por debajo de los 2.322 m. El animal que alcanzó mayor distancia llegó a los 4.666 m.

35. Las ratas de agua dispersaron principalmente al inicio de la edad adulta, con una mayor probabilidad en los machos entre los 120-150 g.

36. Tan sólo se ha detectado que un 14,4 % de machos adultos eran dispersantes y un 3,5 % de las hembras, valores seguramente muy inferiores a los reales.

37. Las alteraciones en el hábitat, como la sequía estival no provocaron fenómenos de migración en masa.

38. La formación de las nuevas colonias parece recaer sobre los machos que se instalarían en los nuevos parches y esperarían allí a la llegada de una hembra.

9.1

Patrones de dispersión de las ratas de agua en Doñana

9.1.1. INTRODUCCIÓN

La dispersión en los animales implica desplazamientos fuera del área de campeo, adonde no vuelven o al menos no a corto plazo. Habitualmente se diferencia entre la dispersión natal, que es la que se realiza entre el lugar de nacimiento y el lugar de la primera reproducción y la dispersión postreproductiva que se realiza entre lugares de reproducción consecutivos (Howard 1960, Greenwood 1980, Shields 1987, Stenseth y Lidiker 1992).

Greenwood (1980) sugiere que la máxima eficacia en la dispersión se obtiene si el sexo que requiere un mayor conocimiento del entorno es el que resulta ser más filopátrido. En esta línea, en los mamíferos las hembras suelen ser las encargadas de sacar adelante a las crías, y ellas pueden encontrar más ventajas en la filopatría pues se encuentran familiarizadas con su entorno, con la disponibilidad de alimento y con las vecinas con las que estarían emparentadas (Greenwood 1980, Waser y Jones 1983). En mamíferos los sistemas de apareamiento polígamos o promiscuos son los más habituales, y los machos tienden a maximizar su eficacia intentando acceder a un mayor número de hembras (Emlen y Oring 1977). En estos sistemas, cuando las hembras son más filopátricas los machos tienden a ser más dispersantes (Greenwood 1980).

La dispersión es una estrategia que tiene un riesgo inherente. No obstante, la generalidad del fenómeno hace que deban existir una serie de ventajas que permiten su persistencia. Entre las más importantes se han citado la reducción del riesgo de endogamia, el incremento en el acceso a posibles parejas o el incremento en el acceso a los recursos (Greenwood 1980, Moore y Ali 1984, Dobson y Jones 1985). En el caso concreto de los arvicolininos se ha indicado que los machos se dispersan con el objeto de



evitar la endogamia, mientras que la competencia por los recursos está detrás de la dispersión de las hembras (Lambin 1994).

En Doñana las colonias de rata de agua se sitúan en el espacio en pequeños parches favorables (Fedriani et al. 2002, Capítulo 2.1). Ocupando el espacio en un sistema metapoblacional. En estos sistemas la conexión entre núcleos la realizan los animales en dispersión. El objetivo de este capítulo es tratar de conocer la tipología de los animales dispersantes, cuándo se dispersan, cuánto se dispersan, cuál es el éxito de la dispersión y si existe dispersión natal y reproductiva o sólo una de ellas.

9.1.2. MATERIAL Y MÉTODOS

Para el estudio de la dispersión se eligió una parcela de 3 km de diámetro donde se intentó seguir, mediante captura-recaptura, todos los animales presentes en los parches. Las características de la parcela y de los parches se describen en el Capítulo 2.1.

El estudio de la dispersión a nivel individual requiere que los ejemplares sean marcados antes del inicio de la dispersión y recapturados una vez que esta tiene fin, proceso que se complica si tenemos en cuenta que el área a buscar se incrementa con el cuadrado de la distancia al punto de marcado (Sutcliffe et al. 1997). En nuestro caso hemos elaborado el estudio de la dispersión de las ratas de agua mediante métodos de captura y recaptura. Para ello, periódicamente se revisaban todos los parches existentes dentro de la parcela de estudio con el objeto de detectar indicios de la presencia de ratas de agua en parches previamente desocupados. Estos parches y otros con presencia de la especie, pero no sometidos a seguimiento estacional, eran trampeados. La detección de los animales dispersantes se realizaba mediante la lectura del transponder.

Con objeto de identificar los periodos del año en los que se concentra la dispersión, hemos considerado que cada día pasado entre la última captura en la laguna de origen y la primera en la de destino para un mismo animal tenían la misma probabilidad de que en él se hubiese producido la dispersión. Es decir si entre las capturas en ambas lagunas pasaban 90 días, cada uno de esos días tenía una probabilidad igual a $1/90$ de que en él se hubiese realizado la dispersión. La suma de los valores diarios acumulados para cada uno de los distintos animales dispersantes nos aportaba un valor para cada día. Por último



hemos obtenido un valor mensual, que es la media de los valores diarios, y hemos estandarizado los resultados de forma que el valor anual sume 1.

Con objeto de identificar las edades en las que se concentran los animales dispersantes, hemos realizado la misma operación que con las fechas, pero estimando la probabilidad para cada gramo, dando el resultado en intervalos de 10 g.

Con el objeto de ver si ambos sexos se dispersan por igual se ha comparado la frecuencia de sexos de los animales jóvenes capturados en la parcela de estudio frente a la frecuencia de sexos de los animales en los que se ha confirmado la dispersión mediante un test χ^2 al que se le ha aplicado la corrección de Yates, dado que sólo tiene 1 grado de libertad (Zar 1999). Por último hemos estimado la frecuencia de dispersantes entre los adultos reproductores capturados dentro de la parcela de seguimiento de la dispersión. Este valor nos permite tener una medida de la importancia de los dispersantes como reproductores, así como de la frecuencia de dispersantes.

Se han buscado diferencias en las distancias medias de dispersión entre machos y hembras y entre animales con dispersión natal o reproductiva. A la distribución de las distancias de dispersión se ha ajustado a una distribución exponencial negativa mediante el uso del programa Tablecurve 2D.

9.1.3. RESULTADOS

Durante el presente estudio se han detectado 32 animales que se han dispersado entre parches distintos. De ellos, 25 (78,1%) fueron machos y 7 (21,9%) hembras. Estas frecuencias de dispersión difirieron significativamente de la proporción de juveniles capturados en las lagunas ($\chi^2_1 = 5.93$, $p < 0.05$). Dos animales machos fueron capturados en 3 parches diferentes. En ningún caso se detectó retorno a la colonia de origen.

Probabilidad de dispersión en función de la época del año

Las ratas de agua no parecen dispersar durante el verano. Una vez pasado éste, se el inicio de las dispersiones aparece claramente acoplado al inicio de la reproducción en otoño. El pico en el que se concentran mayoritariamente las dispersiones se sitúa



inmediatamente después del pico de máxima reproducción, situado al inicio de la primavera (Figura 9.1).

Probabilidad de dispersión en función del peso

En lo que respecta al peso, la probabilidad máxima de dispersión se alcanza (tanto en machos como en hembras) al principio de la edad adulta (animales de 140-160 g en machos y 120-140 g en hembras) (Figura 9.2). Un segundo pico parece existir en ambos sexos en edades algo mayores, aunque el escaso número de datos de las hembras no permite precisar mucho. En machos este segundo pico es debido a 5 (20%) animales que se dispersaron con más de 170 g, lo que podría relacionarse con una dispersión postreproductiva. No se han encontrado machos en dispersión con más de 180 g ni hembras con más de 160 g.

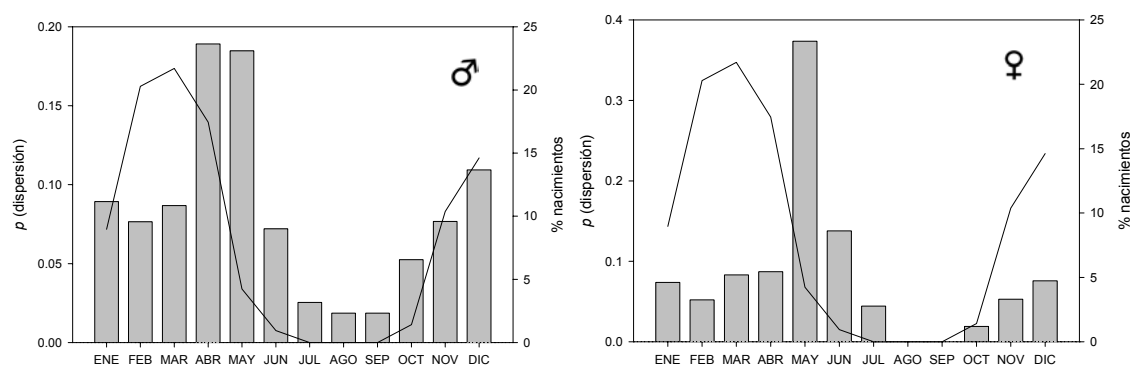


FIGURA 9.1. Distribución de probabilidades estimadas de dispersión en función del mes y el sexo. Con una línea se indica la frecuencia de nacimientos observada.

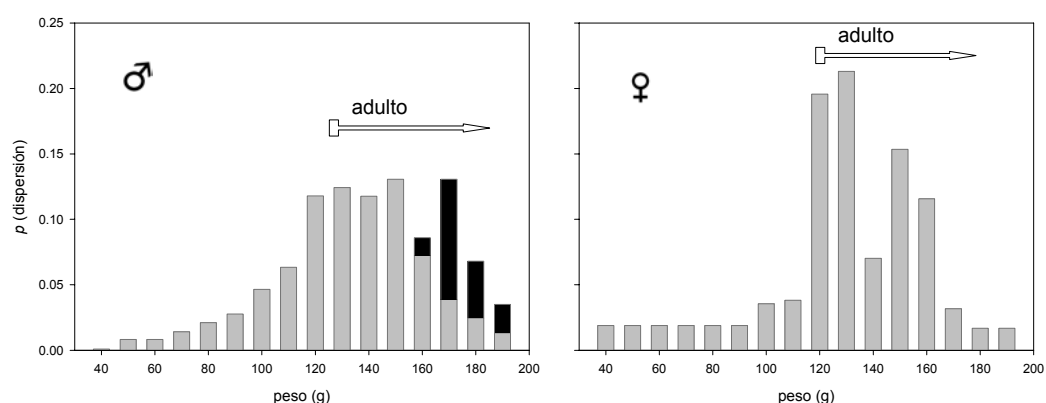


FIGURA 9.2. Distribución de probabilidades estimadas de dispersión en función del peso de los animales y el sexo. En la gráfica de los machos se indican en negro los valores correspondientes a los animales con dispersión reproductiva.



Los restantes 20 machos que se dispersaron (80%), lo hicieron con mucha probabilidad con menos de 170 g y cabe achacarlos a dispersión natal. A 19 de ellos se les ha podido asignar la época de nacimiento: 7 nacieron en otoño (meses de noviembre a diciembre, principalmente), 4 en invierno (meses de enero y febrero) y 8 en primavera (meses de marzo y abril principalmente). Todos los nacidos en otoño se dispersaron en la primavera siguiente y lo hicieron con mayor probabilidad al principio de la edad adulta, con pesos entre los 120 y 150 g. De los nacidos en invierno, 3 dispersaron en primavera y lo hicieron con mayor probabilidad a un tamaño menor que los anteriores, en edades subadultas. El cuarto no lo podemos precisar. Los 8 animales restantes pasaron el verano en la laguna de nacimiento y dispersaron en el otoño siguiente, siendo ya adultos (Figura 9.3).

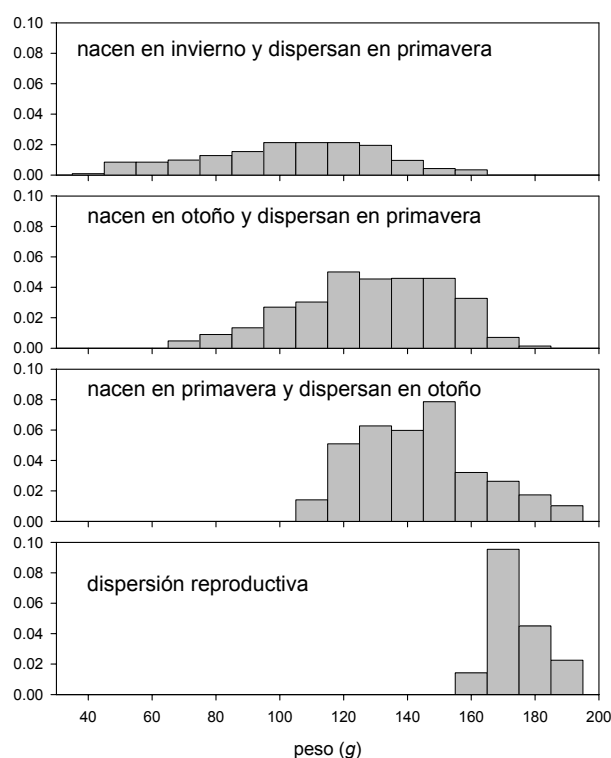


FIGURA 9.3. Distribución de las probabilidades de dispersión en función del peso en las distintas cohortes de individuos machos.

Éxito de la dispersión

De los cinco animales con dispersión postreproductiva, tres llegaron como adultos a una laguna en la que no habían nacido y poco después fueron controlados sólo en otra laguna cercana y de mala calidad, de la que desaparecieron. Los otros dos fueron



animales nacidos en la laguna antes del verano que llegaron a adultos en la misma laguna en otoño y que dispersaron como adultos en la primavera siguiente, quedándose en la nueva laguna toda la primavera.

Entre los animales con dispersión natal, de los nacidos en otoño ($n=7$), 5 (71,4%) lo hicieron a lagunas en las que existían ya colonias, aunque sólo 1 (14,3%) se estableció en esa colonia (entendiendo como establecerse que fue capturado en trampeos posteriores), el resto desaparecieron. Los otros 2 (28,6%) llegaron a parches desocupados y lo hicieron simultáneamente con hembras, formando nuevas colonias. Sólo una de estas colonias sobrevivió al verano siguiente, permaneciendo ocupada desde la primavera de 2001 hasta el verano de 2006, en que se extinguió.

Todos los dispersantes nacidos en invierno ($n=4$) fueron recapturados en colonias previamente existentes, aunque sólo 1 (25%) se estableció en ella.

De los dispersantes nacidos en primavera ($n=8$) y que pasan el verano en la laguna en la que han nacido, 4 (50%) llegaron a lagunas en las que ya existían colonias, aunque sólo 2 (25%) se establecieron en ellas y los otros 2 desaparecieron. Los otros 4 se establecieron en parches previamente desocupados. Dos lo hicieron simultáneamente con hembras a la misma laguna, aunque uno de ellos continuó la dispersión hacia otro parche. La colonia formada por el otro ha permanecido ocupada desde el otoño de 2000 hasta el verano de 2003 en que se extingue. Por último, dos machos se establecieron solos en otoño en sendos parches desocupados. Uno de ellos permaneció solo hasta la primavera, desapareciendo durante el verano siguiente, mientras que el otro fue capturado en compañía de una hembra en la primavera siguiente.

Seis de las 7 hembras que se dispersaron (85,7%) llegaron a lagunas en las que había colonias establecidas y 1 (14,3%) colonizó una laguna que estaba vacante, siendo el mismo caso que se describe en el párrafo anterior. Todas llegaron a lagunas en las que posteriormente se confirmó su reproducción de forma habitual y 3 de ellas fueron capturadas posteriormente preñadas.

Dentro de la parcela de estudio, el 14,4 % ($n=174$) de los machos adultos capturados fueron con certeza dispersantes. Con las hembras este valor fue del 3,5 % ($n=202$).



Distancia y rumbo de dispersión

Todas las dispersiones observadas fueron entre parches de la misma parcela excepto en el caso de dos animales machos que llegaron desde una parcela próxima, recorriendo sendas distancias 4.666 m y 3.186 m. Dentro de la parcela de estudio los machos dispersaron una distancia de $838,1 \pm 583,4$ m (media \pm SD; $n=25$) y las hembras $695,7 \pm 503,3$ m ($n=7$), no siendo estos valores significativamente diferentes ($p=0,82$). Una vez ajustada la curva exponencial negativa para todos los valores (Figura 9.4) se observa que el 95% se encuentran por debajo de los 2.322 m. Dentro de los machos, los 5 animales con dispersión postreproductiva (+170 g) lo hicieron a una distancia media de $286,4 \pm 195,6$ m. Los animales con dispersión natal lo hicieron a una distancia media de $1.013,2 \pm 547,8$ m, siendo ambas distancias significativamente diferentes ($t=2,9$; 21 g.l.; $p=0,009$).

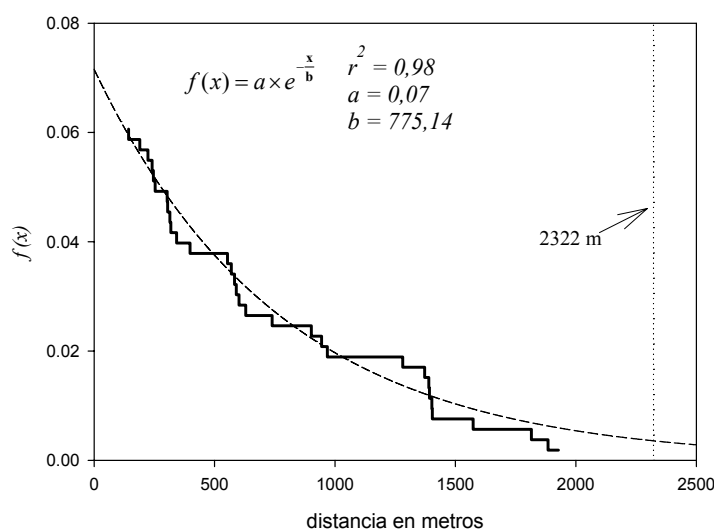


FIGURA 9.4. Distribución de las distancias de dispersión dentro de la parcela de estudio. Se indica el resultado de los parámetros estimados para la distribución ajustada.

En la Figura 9.5 representamos las distancias de dispersión y el rumbo de cada una como si todas salieran de un mismo punto. El tipo de datos de los que disponemos no nos permite discernir si existe o no direccionalidad en la dispersión. En el gráfico se observa una tendencia hacia el oeste-noroeste. Ello es debido a que 10 de los 32 movimientos registrados en la parcelas son de animales que salieron de un mismo parche (Figura 9.6) situado en la parte oriental.



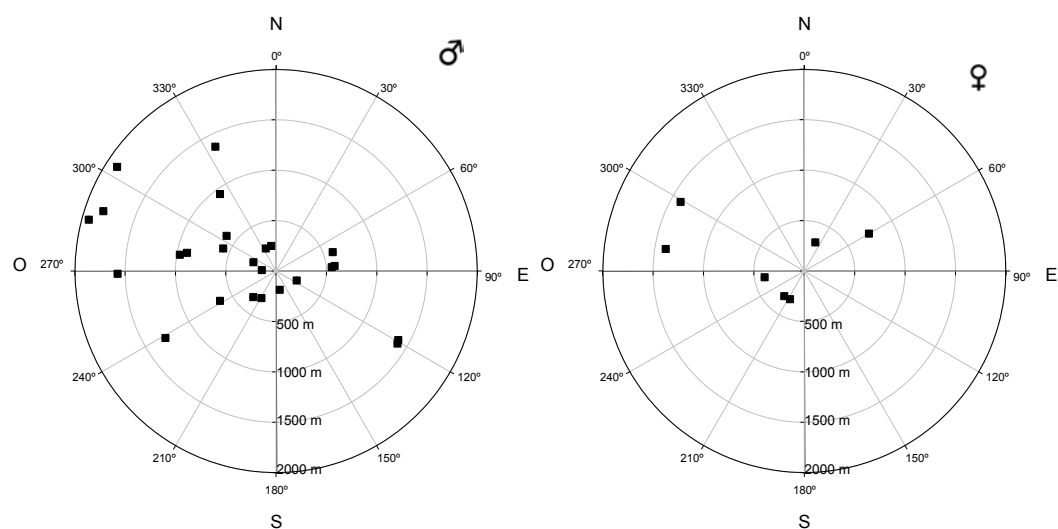


FIGURA 9.5. Distribución de rumbos y distancias de dispersión en machos y hembras de rata de agua en la parcela de estudio.

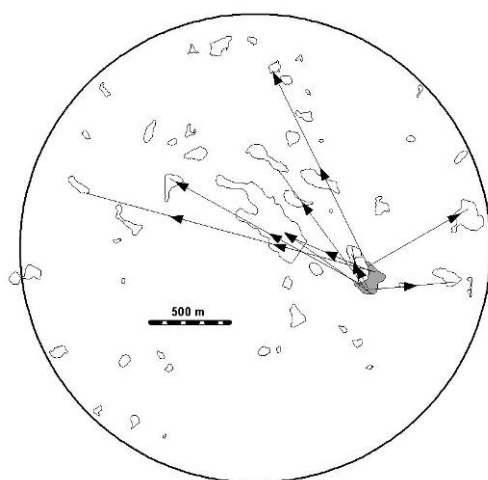


FIGURA 9.6. En oscuro se indica la laguna en al que se registraron un mayor número de dispersiones dentro de la misma parcela y con flechas se marcan los destinos de las mismas.

9.1.4. DISCUSIÓN

Como ya se vió en capítulos anteriores, la distribución de las ratas de agua en Doñana es concordante con un sistema en el que un sólo grupo de animales socialmente relacionados entre sí ocupa cada uno de los parches (Capítulo 3.1 y 5.1). Por tanto, en nuestro caso de estudio, hemos considerado dispersión al fenómeno en el que un animal



cambia de parche (colonia) en algún momento de su vida. Por tanto, todas las dispersiones observadas por nosotros implican un alto riesgo para los individuos que las realizan, dado que atraviesan una matriz hostil para la especie y suponen que no se retorna a la laguna de origen.

Sesgos potenciales al estimar la probabilidad de dispersión

El estudio de los animales por métodos de marcaje y recaptura nos impide tener certeza de cuándo y con qué tamaño se realizaban las dispersiones, sólo sabemos el tiempo que pasa o el incremento en peso que manifiesta el animal entre dos capturas sucesivas en parches distintos. Con el método que hemos aplicado damos una cierta importancia a periodos del año y a pesos en los que no se producen dispersiones, no obstante este error nos parece menos importante que el que pudieramos producir con una asignación subjetiva del momento del año o el peso al que habría dispersado cada animal. Además el hecho de que aporten más peso a la distribución los animales capturados en un intervalo de tiempo o de peso menor, nos está corrigiendo este error. Las colas y los valles en las gráficas de las frecuencias son los valores que representan el error cometido, por lo que debe ser tenido en cuenta a la hora de interpretarlas. Las zonas en las que se concentra la mayor probabilidad son los momentos del año o los pesos en los que las dispersiones tienen lugar.

Fenología de la dispersión

Las observaciones realizadas sitúan a la dispersión fuertemente ligada al ciclo reproductor de las ratas de agua. Durante el periodo estival no se han observado animales en dispersión y, de hecho, durante este periodo nunca se ha observado la formación de nuevas colonias en los 7 años que llevamos siguiendo la presencia de la especie en 300 parches potencialmente ocupables.

Durante el otoño, con las primeras lluvias y el inicio de la reproducción, se producen las primeras dispersiones de animales. Estas las realizan los ejemplares que han nacido en la primavera anterior y que no han tenido tiempo de crecer hasta la edad de reproducción, antes de la llegada del verano. Durante la primavera dispersan los animales que han nacido durante el otoño y unos pocos animales nacidos en invierno. El desplazamiento del pico de dispersiones primaverales frente al pico de reproducciones (al inicio de la primavera) puede estar motivado por la ausencia de animales en edad de



dispersión: los animales nacidos en la primavera anterior ya habrían dispersado y los nacidos en el otoño todavía no tienen edad para hacerlo.

Dispersión natal o dispersión reproductiva

Por norma general, la dispersión natal ocurre con mayor probabilidad que la dispersión reproductiva (Greenwood y Harvey 1982, Telfer et al. 2003). En nuestro caso, sólo la detectamos con certeza en los machos, entre los que encontramos 5 animales que achacamos a dispersión reproductiva, frente a 20 de dispersión natal. Telfer et al. (2003) detectan mediante métodos de marcaje y recaptura, en las *Arvicola terrestris* en el Reino Unido, 3 dispersiones reproductivas frente a 26 dispersiones natales valores muy similares a los encontrados por nosotros.

Distancia de dispersión

El tamaño de la parcela inicialmente seleccionado para el estudio se reveló insuficiente, por lo que los valores obtenidos deben de ser considerados como valores mínimos. La ausencia de diferencias entre machos y hembras es concordante con los resultados obtenidos con las *Arvicola terrestris* en el Reino Unido (Telfer et al. 2003).

Tamaño y edad de dispersión natal

Como ya vimos, todas las hembras con pesos superiores a 123 g y los machos con más de 130 g durante el periodo reproductor se encuentran reproductivamente activos y fueron catalogados como adultos (Capítulo 3.1). También aproximadamente la mitad de los subadultos manifestó caracteres ligados con la reproducción. Por tanto, las ratas de agua de Doñana no se dispersan hasta que son reproductoras potenciales, lo que ocurre al poco de alcanzar la edad adulta. El tamaño de los machos dispersantes, que es el sexo con más datos, se sitúa principalmente entre los 120 y 150 g.

Estos tamaños varían entre las distintas cohortes de animales nacidos en una misma temporada de cría. Los que parecen dispersarse a un menor tamaño son un reducido grupo de animales nacidos a lo largo del invierno (meses de enero y febrero principalmente), que dispersan en torno al mes de mayo, con unos 4 meses de edad. Por otro lado, los animales nacidos en el otoño (meses de noviembre y diciembre), se dispersan entre marzo y mayo, con entre 5 y 6 meses de edad aproximadamente. Por último, los nacidos en la primavera (meses de marzo a mayo) se dispersarían en el otoño



siguiente, con entre 6 y 8 meses de edad. Estos últimos serían los de mayor tamaño, dentro de los de dispersión natal.

Frecuencia de dispersión

Durante los dos años de estudio hemos detectado mediante marcaje y recaptura que tan sólo el 14,4 % de los machos adultos y el 3,5 % de las hembras fueron dispersantes. En un estudio similar, Telfer et al. (2003) encuentra para el Reino Unido que el porcentaje de *Arvicola terrestris* dispersantes detectado a través de los métodos de marcaje y recaptura se sitúa en el 12 % de los machos y el 7 % de las hembras. Esta misma autora encuentra, a partir de asignaciones genéticas de la paternidad, que estos valores suponen 1/3 de los dispersantes reales presentes como reproductores en las poblaciones en primavera. Si estas mismas proporciones se mantienen en Doñana supondría que, en nuestro periodo de estudio, aproximadamente la mitad de los machos reproductores serían dispersantes (procedentes en gran medida de parches alejados de nuestra zona de estudio) y 1 de cada 10 hembras, lo que sería más concordante con las observaciones realizadas por nosotros en el campo.

No se desplazan frente a cambios en las condiciones del hábitat

Como hemos visto en capítulos anteriores las condiciones de los parches en Doñana son muy cambiantes, pasando de años o épocas del año en los que las lagunas pueden estar completamente inundadas a periodos en los que la sequía lleva a la práctica desaparición de toda la vegetación herbácea verde. En diversas especies de roedores se han registrado desplazamientos de los animales tras una pérdida de condiciones del hábitat. Así, en la forma cavadora de la rata de agua (*Arvicola terrestris sherman*) se han observado movimientos migratorios en masa cuando los pastizales eran segados, hacia pastizales no segados (Saucy 1987) y en el coipú (*Myocastor coypus*) se han registrado desplazamientos de decenas de kilómetros en la estepa rusa cuando algún lago se secaba (Aliev 1965). En contraposición las ratas almizcleras (*Ondatra zibethicus*) no se movieron frente a periodos de sequía (Errington 1939) y los topillos campesinos (*Microtus arvalis*) tampoco se desplazaron frente a la siega o cosecha de los cultivos o el arado de las fincas (Jacob y Hempel 2003). En nuestro caso no hemos registrado ningún movimiento entre parches asociado a los cambios en las condiciones del hábitat.



La formación de nuevas colonias

La mayor parte de los machos con dispersión natal lo hicieron hacia parches en los que ya existían colonias establecidas, no obstante, un tercio de ellos ($n=6$) se instalaron en lugares en los que la especie no se encontraba previamente presente. La formación de una nueva colonia implica la llegada al menos de un animal de cada sexo al parche, existiendo dos posibilidades para que esto ocurra: que los animales dispersen en parejas o que uno llegue a un parche y espere la llegada de otro animal del sexo contrario.

En la primera opción dos animales saldrían del mismo parche juntos. Como vimos, las colonias de ratas de agua de Doñana son pequeñas y discretas, por lo que la probabilidad de que dos animales en edad de dispersión sean parientes cercanos es muy elevada. Por tanto, el objetivo último de reducción de la endogamia a través de la dispersión (Lambin 1994) no se cumpliría con este modelo. Además, en el único caso que hemos observado de dispersión simultánea de un macho y una hembra entre los mismos dos parches, el macho continuó su dispersión y la hembra se quedó en el parche de destino.

Confirmar la segunda opción implicaría que encontramos animales en solitario ocupando durante algún tiempo un parche previamente vacante. Los datos de que disponemos respaldan esta opción, siendo los machos quienes ocuparían en solitario un parche y esperarían en él a la llegada de una hembra. De hecho, 2 de los 6 machos que ocuparon un parche previamente vacante fueron capturados inicialmente en solitario, y uno de ellos meses después en compañía de una hembra. En concordancia con este resultado, aunque ocurridos fuera de la parcela de estudio, hemos observado otros 5 casos de machos ocupando en solitario parches previamente desocupados en los que en ocasiones permanecieron varios meses. Tan sólo tenemos conocimiento de una hembra sólo ocupando temporalmente un parche previamente vacante.

Implicaciones

A lo largo de este capítulo hemos observado cómo las ratas de agua son capaces de dispersar distancias elevadas para un animal de su tamaño, a través de una matriz hostil. Este fenómeno aunque detectable a través de los estudios de captura y recaptura se encuentra seguramente infravalorado. Desconocemos aún las causas últimas que hacen que estos animales se lanzen campo a través a la búsqueda de un nuevo lugar donde vivir



así como los mecanismos que hacen que estos animales sobrevivan en este ambiente y sean capaces de localizar otras colonias o parches desocupados. No obstante, es evidente la capacidad de la especie para rescatar parches extinguidos. Esta dinámica de extinción y rescate de parches es lo que nos da lugar al sistema metapoblacional que encontramos en Doñana (Fedriani et al. 2002).



Epílogo

La presente tesis se ha centrado en el estudio de múltiples facetas de la historia natural de la rata de agua. Uno de los resultados más importantes se refiere a su capacidad para vivir en ambientes diferentes a los conocidos hasta la fecha, como son los parches discretos de hábitat que se secan anualmente y que incluso pueden permanecer sin agua varios años. Ello nos habla de la versatilidad de la especie.

Cualquier proyecto científico o aplicado que tenga que ver con la rata de agua, ya sea para avanzar en nuevos aspectos de su biología o para usar la especie como modelo para estudios ecológicos o prácticas conservacionistas, tendrá en los contenidos sobre historia natural que aporta esta tesis un punto de partida imprescindible. De hecho, sobre esta base ya hemos iniciado nuevas líneas de investigación centradas principalmente en los aspectos genéticos y de dinámica metapoblacional.

Todo proyecto de investigación debería abrir tantas nuevas cuestiones como las viejas que responde. No olvidemos a este respecto que el combustible de la ciencia son las preguntas y no las respuestas. Uno de los aspectos importantes de esta tesis es la amplitud de preguntas a que da lugar. Así, quedan por aclarar no sólo los planos genéticos y poblacionales a que ya me he referido, sino también múltiples aspectos de organización social, territorialidad, sesgos en los sexos al nacer, sistemas de apareamiento, éxito de la reproducción, etc.

Desde el punto de vista de la conservación, ya en este momento disponemos de conocimientos suficientes para poder elaborar planes de gestión de la especie con una cierta garantía de éxito. No hay que olvidar que la rata de agua está catalogada como vulnerable y su conservación resulta prioritaria. En Francia existe seria preocupación sobre su situación poblacional.



Además es muy probable que en Doñana nos encontremos ante uno de los extremos de su valencia ecológica, por lo que cualquier alteración que se desarrolle en los ambientes donde vive repercutirá en la rata de agua antes que en otros organismos. Ello la convierte en un excelente bioindicador. En este sentido, la desaparición de vasos lagunares y el descenso generalizado del nivel del freático por sobreexplotación, que han tenido lugar en los últimos años, han debido repercutir sin duda en la especie. Otro tanto podemos decir del cambio climático. En alguna ocasión se ha señalado que la comarca de Doñana está perdiendo sistemas húmedos tal vez desde la “pequeña edad del hielo”. El estudio continuado de las poblaciones de rata de agua debería ser un magnífico “termómetro” para detectar las tendencias futuras de los humedales del Bajo Guadalquivir. Si con esta tesis hubiera conseguido abrir la puerta a un programa de seguimiento en ese sentido, ya consideraría su realización sobradamente justificada.



Bibliografía

- 1) Abbassi, M., E. Desclaux, J.C. Marquet y J. Chaline (1998) Répartition et évolution des Arvicola Lacépède, 1799 (Rodentia, Mammalia) au cours du pleistocène moyen et supérieur en France et en Ligurie. *Quaternaire* 9(2): 105-116.
- 2) Abdellatif, E.M., K.B. Armitage, M.S. Gaines y M.L. Johnson (1982) The Effect of watering on a prairie vole population. *Acta Theriologica* 27(18): 243-255.
- 3) Abrams, P.A. y L. Rowe (1996) The effects of predation on the age and size of maturity of prey. *Evolution* 50(3): 1.052-1.061.
- 4) Abrams, P.A., O. Leimar, S. Nylon y C. Wiklund (1996) The effect of flexible growth rates on optimal sizes and development times in a seasonal environment. *The American Naturalist* 147(3): 381-395.
- 5) Alamany, O., A. de Juan, X. Parellada y J. Real (1984) Status de l'aliga cuabarrada (*Hieraaetus fasciatus*) a Catalunya. En: Alamany, O., A. de Juan, X. Parellada, J. Ramón y J. Ticó. *Rapinyaires Mediterranis II*. Centre de Recerca i Protecció de Rapinyaires. Pp: 98-108.
- 6) Alegre, J., A. Hernández, F.J. Purroy y A. Sánchez. (1989) Distribución altitudinal y patrones de afinidad trófica geográfica de la lechuza común (*Tyto alba*) en León. *Ardeola* 36(1): 41-54
- 7) Alegre, J., A. Hernández, F.J. Purroy, J.M. Salgado y B. Fuertes (1991) Dieta otoño-invernal de la garduña, *Martes foina* (Erxleben, 1777), en un hábitat rural de León (España). *Ecología* 5: 265-273
- 8) Aliev, F. F. (1966) Enemies and competitors of the nutria in USSR. *Journal of Mammalogy* 47(2): 353-355.
- 9) Aliev, F.F. (1965) Dispersal of nutria in the USSR. *Journal of Mammalogy* 46(1): 101-102.
- 10) Amores, F. (1980). Feedings habits of the Stone Martens, *Martes foina* (Erxleben, 1777), in south western Spain. *Säugetierkundliche Mitteilungen* 28: 316-322.
- 11) Araujo, J., J.M. Rey, A. Landin & A. Moreno (1973) Contribución al estudio del búho chico (*Asio otus*) en España. *Ardeola* 19(2): 396-428
- 12) Arendt, J. D. (1997) Adaptive intrinsic growth rates: an integration across taxa. *The Quarterly Review of Biology* 72(2): 149-177.
- 13) Arroyo, B. (1978) La alimentación del milano negro (*Milvus migrans*) en una localidad de España central. *Ardeola* 25: 47-57
- 14) Ashby, K. R., J. Harling y D. Whiles (1969) Observations on the distribution and activity of Water voles (*Arvicola amphibius amphibius*) in Old Durham Beck, Durham. *J. Zool., Lond.* 158(2): 209-214.
- 15) Aymerich, M. (1982). Etude comparative des régimes alimentaires du lynx pardelle (*Lynx pardina* Temminck, 1824) et du chat sauvage (*Felis silvestris* Schreber, 1777) au centre de la péninsule Ibérique. *Mammalia* 46(4): 515-521.
- 16) Ballarín, F., J. Garzón, F. Palacios, L. Cuesta y J. Castroviejo (1977) Sobre la alimentación del turón (*Putorius putorius* L. 1758) en España. *I Reunión Iberoamer. Zool. Vert.*, La Rábida: 625-627
- 17) Balzli, G.O. (1985) Nutrition. En: R.H. Tamarin (Ed.) *Biology of New World Microtus*. Special publication no. 8. The American Society of Mammalogists. Pp: 779-811.
- 18) Banks, P.B., K. Norrdahl y E. Korpimäki (2000) Nonlinearity in the predation risk of prey mobility. *Proc. R. Soc. Lond. B* 267: 1621-1625.
- 19) Banks, P.B., K. Norrdahl, M. Nordström y E. Korpimäki (2004) Dynamic impacts of feral mink predation on vole metapopulations in the outer archipelago of the Baltic Sea. *Oikos* 105: 79-88.
- 20) Barreto, G., S.P. Rushton, R. Strachan y D.W. MacDonald (1998). The role of habitat and mink predation in determining the status and distribution of water voles in England. *Animal Conservation* 1: 129-137.
- 21) Baumgartner, L.L. y A.C. Martin (1939) Plant histology as an aid in squirrel food-habits studies. *Journal of Wildlife Management* 3(3): 266-268.
- 22) Bazhan, N.M., E.N. Makarova y T.V. Yakovleva (1996) Deprivation of food during pregnancy and reproduction in the water vole (*Arvicola terrestris*). *Journal of Mammalogy* 77(4): 1.078-1.084.
- 23) Becker, P.H. y H. Wendeln (1997) A new application for transponders in population ecology of the common tern. *The Condor* 99: 534-538.
- 24) Belfiore, N.M., F.G. Hoffman, R.J. Baker y J.A. DeWoody (2003) The use of nuclear and mitochondrial single nucleotide polymorphisms to identify cryptic species. *Molecular Ecology* 12: 2.011-2.017.
- 25) Benzal, J. (1982) *Contribución al conocimiento de los micromamíferos (Insectívoros y Roedores) del Norte de Burgos. Sistemática, taxonomía y zoogeografía*. Tesis de Licenciatura. Universidad Complutense de Madrid. Madrid.
- 26) Berger, P.J., E.H. Sanders, P.D. Gardner y N.C. Negus (1977) Phenolic plant compounds functioning as reproductive inhibitors in *Microtus montanus*. *Science* 195: 575-577.



- 27) Berger, P.J., N.C. Negus, A. J. Pinter y T.R. Nagy (1992) Offspring growth and development responses to maternal transfer of 6-MBOA information in *Microtus montanus*. *Canadian Journal of Zoology* 70: 518-522.
- 28) Berger, P.J., N.C. Negus, E.H. Sanders y P.D. Gardner (1981) Chemical triggering of reproduction in *Microtus montanus*. *Science* 214: 69-70.
- 29) Bergeron, J.M. y L. Jodoin (1987) Defining "high quality" food resources of herbivores: the case for meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*). *Oecologia (Berlin)* 71: 510-517.
- 30) Birney, E.C., W.E. Grant y D.D. Baird (1976) Importance of vegetative cover to cycles of *Microtus* populations. *Ecology* 57: 1.043-1.051.
- 31) Blake, B.H. (1982) Reproduction in captive Water Voles, *Arvicola terrestris*. *J. Zool. (Lond.)* 198(4): 524-529.
- 32) Blanchette, P. (1989) Use of halothane to anaesthetize muskrats in the field. *J. Wildl. Manage.* 53(1): 172-174.
- 33) Boonstra, R. y C.L. Krebs (1976) The effect of odour on trap response in *Microtus townsendii*. *J. Zool. London* 180: 467-476.
- 34) Boonstra, R. y F.H. Rodd (1983) Regulation of breeding density in *Microtus pennsylvanicus*. *Journal of Animal Ecology* 52: 757-780.
- 35) Boonstra, R., B.S. Gilbert y C.J. Krebs (1993) Mating systems and sexual dimorphism in mass in microtines. *Journal of Mammalogy* 74(1): 224-229.
- 36) Borja, F. (1997) Dunas litorales de Huelva (SW de España). Tipología y secuencia Pleistoceno superior-Holoceno. *Cuaternario Ibérico*: 84-97.
- 37) Borja, F. y F. Díaz (1987) Complejos húmedos del Abalario (Entorno de Doñana, Huelva). *Oxyura* 4(1): 27-44.
- 38) Borja, F. y F. Díaz del Olmo (1996). Manto Eólico Litoral (MEL) de El Abalario (Huelva, España): episodios morfogénicos posteriores al 22.000 BP. En: Pérez-Alberti, A., P. Martini, W. Chesworth y A. Martínez-Cortizas (Eds.). *Dinámica y Evolución de Medios Cuaternarios*: 375-390.
- 39) Bourlière, F. y F. Spitz (1975) Les critères d'âge chez les mammifères. Problèmes d'écologie. En: M. Lamotte and F. Bourlière (Eds) *La Démographie des populations de vertébrés*. Masson et Cie.
- 40) Bowers, M. (1988) Seed removal experiments on desert rodents: the microhabitat by moonlight effect. *Journal of Mammalogy* 69: 201-204.
- 41) Boyce, M.S. y L.L. McDonald (1999) Relating populations to habitats using resource selection functions. *Tree* 14(7): 268-272.
- 42) Bravo, C. (2002) *Mustela vison* Schreber, 1777. Visión americano. En: L.J. Palomo y J. Gisbert (Eds.) *Atlas de los Mamíferos Terrestres de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-SECEM-SECEMU. Madrid. Pp: 258-261.
- 43) Brown, L.J. (1997) An evaluation of some marking and trapping techniques currently used in the study of anuran population dynamics. *Journal of Herpetology* 31: 410-419.
- 44) Brunet-Lecomte, P. y M. Delibes (1984) Alimentación de la lechuza común *Tyto alba* en la cuenca del Duero, España. *Doñana, Acta Vertebrata*, 11 (2): 213-229
- 45) Bucyanayandi, J.D. y J.M. Bergeron (1990) Effects of food quality on feeding patterns of meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*) along a community gradient. *Journal of Mammalogy* 71(3): 390-396.
- 46) Bueno, F. (1994) Alimentación del visón americano (*Mustela vison* Schreber) en el río Voltoya (Ávila, cuenca del Duero). *Doñana, Acta Vertebrata*, 21(1): 5-13
- 47) Bujalska, G. (1973) The role of spacing behaviour among females in the regulation of reproduction in bank voles. *Journal of Reproduction and Fertility* 19: 465-474.
- 48) Burnham, K.P. y D.R. Anderson (1998) *Model selection and inference. A practical information-theoretical approach*. Springer-Verlag.
- 49) Bustamante, J.M. (1985) Alimentación del ratonero común (*Buteo buteo*, L. 1758) en el norte de España. *Doñana, Acta Vertebrata*, 12 (1): 51-62
- 50) Butet, A. (1987) L'analyse microscopique des feces: une technique non perturbante d'étude des regimes alimentaires des mammifères phytophages. *Arvicola* 4(1): 33-38.
- 51) Caballero, J. (2005) Alimentación de la lechuza común *Tyto alba*, en el sector centro y norte de la llanura manchega en la provincia de Ciudad Real. *Anuario Ornitológico de Ciudad Real 2002-2003*: 133-154
- 52) Cabrera, A. (1914) *Fauna Ibérica. Mamíferos*. Museo Nacional de Ciencias Naturales. Madrid. Pp: 273-275
- 53) Calder, W.A. (1984) *Size, function and Life history*. Harvard University Press. England. 431 pp.
- 54) Callejo, A. (1988). Les choix des proies par la loutre (*Lutra lutra*) dans le nord-ouest de l'Espagne, en rapport avec les facteurs de l'environnement. *Mammalia* 52(1): 11-20.
- 55) Callejo, A. and M. Delibes (1987). Dieta de la nutria *Lutra lutra* (Linnaeus, 1758) en la cuenca del Alto Ebro, norte de España. *Misc. Zool.* 11: 353-362.
- 56) Callejo, A., J. Guitián, S. Bas, J.L. Sánchez y A. de Castro (1979) Primeros datos sobre la dieta de la nutria *Lutra lutra* (L.), en aguas continentales de Galicia. *Doñana, Acta Vertebrata*, 6(2): 191-202
- 57) Calviño, F., A. d. Castro, J.L.S. Canals, J. Guitián y S. Bas (1984). Régimen alimenticio de la gineta, *Genetta genetta* L., en Galicia, noroeste de la Península Ibérica. *Boletín de la Estación Central de Ecología* 13: 29-41.
- 58) Calzada, J. y A. Fernández (2003) Guía de los indicios de los mamíferos de la Península Ibérica, Islas Baleares y Canarias. *Galemys* 15(2): 43-47
- 59) Campos, F. (1978) Régimen alimenticio de *Tyto alba* en las provincias de Salamanca y Zamora. *Ardeola* 24: 105-119
- 60) Campos, F. (1982) *Avifauna no paseriforme de la Cuenca del Duero*. Caja de Ahorros y Monte de Piedad de Salamanca. Salamanca. 186 pp.
- 61) Campos, F. (1989) *Biología y ecología reproductoras de la garza real (Ardea cinerea L.) en la cuenca del Duero*. Tesis Doctoral. Universidad de León.
- 62) Campos, F. (1990) Alimentación de la garza real (*Ardea cinerea*) en la cuenca del Duero (España) durante el periodo reproductor. *Doñana, Acta Vertebrata*, 17(2): 141-151
- 63) Campos, P. y J.L. Linaje (1998) *Renta y Naturaleza en Doñana. A la búsqueda de la conservación con uso*. Icaria Editorial. Barcelona. 246 pp.



- 64) Cano, A. (1960) Sobre nidificación comunal y alimentación del abejaruco (*Merops apiaster*). *Ardeola* 6: 324-326.
- 65) Carleton, M.D. (1985) Macroanatomy. En: R.H. Tamarin (Ed.) *Biology of New World Microtus*. Special publication no. 8. The American Society of Mammalogists. Pp: 116-175.
- 66) Carter, S.P. y P.W. Bright (2003) Reedbeds as refuges for water voles (*Arvicola terrestris*) from predation by introduced mink (*Mustela vison*). *Biological Conservation* 111: 371-376.
- 67) Carvalho, J.C. y P. Gomes (2001) Food habits and trophic niche overlap of the red fox, european wild cat and common genet in the Peneda-Gerês National Park. *Galemys* 13(2): 39-48
- 68) Case, T.J. (1978) On the evolution and adaptive significance of postnatal growth rates in the terrestrial vertebrates. *The Quarterly Review of Biology* 53: 243-282.
- 69) Castells, A. y M. Mayo (1993) *Guía de los Mamíferos en libertad de España y Portugal*. Ed. Pirámide. Madrid. Pp: 153-154
- 70) Castién, E. y I. Mendiola (1985) *Arvicola sapidus* Miller, 1908. Mendebaldeko ur-arratoia. Rata de agua. En: Álvarez, J., A. Bea, J.M. Faus, E. Castién y I. Mendiola. *Atlas de los Vertebrados Continentales de Alava, Vizcaya y Guipúzcoa (excepto chiroptera)*. Gobierno Vasco. Bilbao. Pp: 292
- 71) Castroviejo, J. (1993) *Memoria. Mapa del Parque Nacional de Doñana*. C.S.I.C.-A.M.A. Madrid. 133 pp.
- 72) Caghey, G. y A. Gunn (1996) *Conservation Biology in Theory and Practice*. Ed. Blackwell Science. 459 pp.
- 73) Chaline, J. (1974) Esquisse de l'évolution morphologique, biométrique et chromosomique du genre *Microtus* (Arvicolidae, Rodentia) dans le Pléistocène de l'hémisphère nord. *B.S.G.F.* 16(4): 440-450.
- 74) Chaline, J. y B. Laurin (1986) Phyletic gradualism in a European Plio-Pleistocene *Miomys* lineage (Arvicolidae, Rodentia). *Paleobiology* 12(2): 203-216.
- 75) Chaline, J. y J. D. Graf (1988) Phylogeny of the Arvicolidae (Rodentia): biochemical and paleontological evidence. *Journal of Mammalogy* 69(1): 22-33.
- 76) Chaline, J., P. Brunet-Lecomte, S. Montuire, L. Viriot y F. Courant (1999) Anatomy of the arvicoline radiation (Rodentia): palaeogeographical, palaeoecological history and evolutionary data. *Ann. Zool. Fennici* 36: 239-267.
- 77) Clarke, J. y K. Kerry (1998) Implanted transponders in penguins: Implantation, reliability, and long-term effects. *Journal of Field Ornithology* 69: 149-159
- 78) Clutton-Brock, T.H. (1989) Mammalian mating systems. *Proc. R. Soc. Lond.*, 236: 339-372.
- 79) Cole, F.R. y G.O. Batzli (1978) Influence of supplemental feeding on a vole population. *Journal of Mammalogy* 59(4): 809-819.
- 80) Cooch, E. y G. White (2006) *Program MARK. "A Gentle Introduction"*. 5th Edition.
- 81) Corbet, G.B. and H.N. Southern (1977) *The Handbook of British Mammals*. Oxford, Mammal Society by Blackwell Scientific Publications. 520 pp.
- 82) Corbet, G.B., J. Cummins, S.R. Hedges y K. Krzanowski (1970) The taxonomic status of British Water voles, genus *Arvicola*. *J. Zool., Lond.* 161: 301-316.
- 83) Cormack, R.M. (1964) Estimates of survival from the sighting of marked animals. *Biometrika* 51(3/4): 429-438.
- 84) Corral, J.F., J.A. Cortés y J.M. Gil (1979) Contribución al estudio de la alimentación de *Asio otus* en el sur de España. *Doñana, Acta Vertebrata*, 6(2): 179-190
- 85) Cushing, B.S. (1985) Estrous mice and vulnerability to weasel predation. *Ecology* 66(6): 1.976-1.978.
- 86) Daly, M. y P. Behrends (1984) Effect of moving traps between trapping stations upon rodent retrapping data. *The American Midland Naturalist* 112(1): 205-207.
- 87) Dayton, P.K. (2003) The importance of the Natural Sciences to Conservation. *The American Naturalist* 162(1): 1-13.
- 88) Delany, M.J. (1981) *Ecología de los micromamíferos*. Cuadernos de Biología. Ed. Omega S.A. 64 pp.
- 89) Delattre, P. (1983) Density of weasel (*Mustela nivalis* L.) and stoat (*Mustela erminea* L.) in relation to water vole abundance. *Acta Zool. Fennica* 174: 221-222.
- 90) Delibes, M. (1974) Sobre alimentación y biología de la Gineta (*Genetta genetta* L.) en España. *Doñana, Acta Vertebrata*, 1: 143-199
- 91) Delibes, M. (1975) Alimentación del milano negro (*Milvus migrans*) en Doñana (Huelva, España). *Ardeola* 21 (especial): 183-207
- 92) Delibes, M. (1978) Feeding habits of the Stone Marten, *Martes foina* (Erxleben, 1777), in northern Burgos, Spain. *Z. Saugetierk.* 43: 282-288
- 93) Delibes, M. (1980) El lince ibérico. Ecología y comportamiento alimenticios en el Coto Doñana, Huelva. *Doñana, Acta Vertebrata*, 7(3): 1-128
- 94) Delibes, M. y F. Hiraldo (1981) The rabbit as prey in the Iberian Mediterranean ecosystem. En: K. Myers y C.D. MacInnes (Eds.). *Proceedings of the I World Lagomorph Conference*. University of Guelph, Ontario. Pp: 614-622.
- 95) Delibes, M. y J. Calderón (1979) Datos sobre la reproducción del conejo, *Oryctolagus cuniculus* (L.), en Doñana, S.O. de España, durante un año seco. *Doñana. Acta Vertebrata* 6(1): 91-99.
- 96) Delibes, M., J. Calderón y F. Hiraldo (1975) Selección de presa y alimentación en España del águila real (*Aquila chrysaetos*). *Ardeola* 21 (especial): 285-303
- 97) Delibes, M., M. Aymerich & L. Cuesta (1984) Feeding habits of the Egyptian Mongoose or Ichneumon in Spain. *Acta Theriologica* 29 (16): 205-218
- 98) Delibes, M., P. Brunet-Lecomte y M. Máñez (1983) Datos sobre la alimentación de la lechuza común (*Tyto alba*), el búho chico (*Asio otus*) y el mochuelo (*Athene noctua*) en una misma localidad de Castilla la Vieja. *Ardeola* 30: 57-63
- 99) Delost, P. y H. Delost (1975) Détermination du cycle sexuel circannuel de campagnol des champs de sexe mâle. *J. Physiol.* 70: 521-532.
- 100) Derting, T.L. y J.A. Cranford (1989) Physical and behavioral correlates of prey vulnerability to barn owl (*Tyto alba*) predation. *Am. Midl. Nat.* 121: 11-20.
- 101) Díaz de la Guardia, R. y A. Pretel (1979) Comparative study of the karyotypes of two species of water vole: *Arvicola sapidus* and *Arvicola terrestris* (Rodentia, Microtinae). *Caryologia* 32(2): 183-188



- 102) Díaz, M. (1992) Rodent seed predation in cereal crop areas of Central Spain: effects of physiognomy, food availability and predation risk. *Ecography* 15: 77-85
- 103) Díaz-Paniagua, C. (1976) Alimentación de la culebra bastarda (*Malpolon monspessulanus*; Ophidia, Colubridae) en el S.O. de España. *Doñana, Acta Vertebrata*, 3(2): 113-127.
- 104) Didier, R. y P. Rode (1935) *Les Mammifères de France*. Archives d'Histoire Naturelle. Société National d'Acclimatation de France. Paris. Pp: 244-246
- 105) Díez, C. & C. Morillo (1973) Contenido de egagrópilas de *Tyto alba* de Galapagar (Madrid). *Ardeola* 19(2): 395-396
- 106) Dixon, K.R., G.R. Willner, J.A. Chapman, W.C. Lane y D. Pursley (1979) Effects of trapping and weather on body weights of feral nutria in Maryland. *Journal of Applied Ecology* 16: 69-76.
- 107) Dobson, F.S. (1982) Competition for mates and predominant juvenile male dispersal in mammals. *Anim. Behav.* 30: 1.183-1.192.
- 108) Dobson, F.S. y P. Myers (1989) The seasonal decline in the litter size of meadow voles. *Journal of Mammalogy* 70(1): 142-152.
- 109) Dobson, F.S. y W.T. Jones (1985) Multiple causes of dispersal. *The American Naturalist* 126(6): 855-858.
- 110) Domínguez, J. y J.C. Pena (2001) Alimentación del lucio *Esox lucius* en un área de reciente colonización (cuenca del Esla, noroeste de España). *Variaciones en función de la talla. Ecología* 15: 293-308
- 111) Domínguez, L., J.L. González, L.M. González, J. Garzón y C. Llandrés (1985) Datos sobre la alimentación de la cigüeña negra (*Ciconia nigra* L.) en España Centro Occidental. *Alytes* 3: 51-56.
- 112) Donazar, J.A. (1989) Variaciones geográficas y estacionales en la alimentación del Búho Real (*Bubo bubo*) en Navarra. *Ardeola* 36(1): 25-39
- 113) Donazar, J.A. y O. Ceballos (1984) Algunos datos sobre status, distribución y alimentación del Búho Real (*Bubo bubo*) en Navarra. En: Alamany, O., A. de Juan, X. Parellada, J. Ramón y J. Ticó. *Rapinyaires Mediterranis II*. Centre de Recerca i Protecció de Rapinyaires. Pp: 246-254.
- 114) Drickamer, L.C. (1995) Odors in traps: Does most recent occupant influence capture rates for house mice? *Journal of Chemical Ecology* 21: 541-555.
- 115) Drickamer, L.C. (1997) Responses to odors of dominant and subordinate house mice (*Mus domesticus*) in live traps and responses to odors in live traps by dominant and subordinate males. *Journal of Chemical Ecology* 23(11): 2.493-2.505.
- 116) Drozd, A., A. Gorecki, W. Grodzinski y J. Pelikán (1971) Bioenergetics of water voles from southern Moravia. *Ann. Zool. Fennici* 8: 97-103.
- 117) Dueñas, M.E. y S.J. Peris (1985) Análisis de egagrópilas de *Tyto alba* en la Sierra de Gata (W. de España). *Alytes* 3:109-144
- 118) Duque, A. (1977) *El mito de Doñana*. Servicio de Publicaciones del Ministerio de Educación. Madrid. 211 pp.
- 119) Dusi, J.L. (1949) Methods for the determination of food habits by plant microtechniques and histology and their application to cottontail rabbit food habits. *Journal of Wildlife Management* 13(3): 295-298.
- 120) Eberhardt, L.L. y J.M. Thomas (1991) Designing environmental field studies. *Ecological Monographs* 61(1): 53-73.
- 121) Ellison, G.T.H., G.N. Bronner y P.J. Taylor (1993) Is the annual cycle in body weight of pouched mice (*Saccostomus campestris*) the result of seasonal changes in adult size or population structure? *J. Zool. Lond.* 229: 545-551.
- 122) Elosegui, J. (1973) Informe preliminar sobre alimentación de aves rapaces en Navarra y provincias limítrofes. *Ardeola* 19(2): 249-256
- 123) Emlen, J.T. and D.E. Davis (1948) Determination of reproductive rates in rat populations by examination of carcasses. *Physiol. Zool.* 21(1): 59-65.
- 124) Emlen, S.T. y L.W. Oring (1977) Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science* 197(4300): 215-223.
- 125) Erlinge, S. (1974) Distribution, territoriality and numbers of the weasel, *Mustela nivalis*, in relation to prey abundance. *Oikos* 25: 308-314.
- 126) Erlinge, S. (1981). Food preference, optimal diet and reproductive output in stoats *Mustela erminea* in Sweden. *Oikos* 36: 303-315.
- 127) Errington, P.L. (1939) Reactions of Muskrat populations to drought. *Ecology* 20(2): 168-186.
- 128) Errington, P.L. (1946) Predation and vertebrate populations. *The Quarterly Review of Biology*, 21(2): 144-177.
- 129) Errington, P.L. (1956) Factors limiting higher vertebrate populations. *Science* 124: 304-307.
- 130) Espina, J. y A. Estévez (1993) El espacio de repoblación forestal de Cabezudos-Abalarío. En: Granados, M.M. *Intervenciones Públicas en el Litoral Atlántico Andalúz. Efectos Territoriales*. Ed. Junta de Andalucía. Consejería de Cultura y Medio Ambiente. 95-107
- 131) Eviskov, V.I., S.V. Skorova, G.G. Nazarova y M.P. Moshkin (1990) Effect of photoperiod on growth and reproductive function of *Arvicola terrestris* L. *Sov. J. Ecol.* 20(6): 367-371.
- 132) Fagan, W.F., R.S. Cantrell y C. Cosner (1999). How Habitat Edges Change Species Interactions. *The American Naturalist* 153(2): 165-182.
- 133) Faus, F.V. (1993) Ciclo reproductor de *Arvicola sapidus* (Rodentia, Arvicolidae) en el lago de la Albufera (Valencia). *XI Bienal de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, Jaca: 9.
- 134) Fedriani, J.M. (1996) Dieta anual del zorro, *Vulpes vulpes*, en dos habitats del Parque Nacional de Doñana. *Doñana, Acta Vertebrata*, 23 (2): 143-152
- 135) Fedriani, J.M., M. Delibes, P. Ferreras y J. Román (2002) Local and landscape habitat determinants of water vole distribution in a patchy Mediterranean environment. *Ecoscience* 9(1): 12-19.
- 136) Fernández, C. (1988) *El águila real (Aquila chrysaetos L.) en Navarra: Utilización del espacio, Biología de la reproducción y Ecología trófica*. Tesis Doctoral. Universidad de León.
- 137) Fernández-Cruz, M. (1973) Sobre la alimentación del milano negro (*Milvus migrans*) en la Estación Ornitológica de "El Borbollón" (Caceres). *Ardeola* 19(2): 337-343
- 138) Fitzgerald, R.W. y D.M. Madison (1983) Social organization of a free-ranging population of pine voles, *Microtus pinetorum*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 13(3): 183-187.



- 139) Fletcher, Q.E. y R. Boonstra (2006) Impact of live trapping on the stress response of the meadow vole (*Microtus pennsylvanicus*). *Journal of Zoology* 270: 473-478.
- 140) Fons, R. y M.C. Saint-Girons (1993) Le cycle sexuel chez le mulot sylvestre, *Apodemus sylvaticus* (L., 1758), (Muridae) en région méditerranéenne. *Z. Säugetierkunde* 58: 38-47.
- 141) Forman, D.W. (2005) An assessment of the local impact of native predators on an established population of British water voles (*Arvicola terrestris*). *J. Zool., Lond.* 266: 221-226.
- 142) Fortelius, M. 1985. Ungulate cheek teeth: developmental, functional and evolutionary interrelations. *Acta Zoologica Fennica* 180:1-76.
- 143) French, N.R., D.M. Stoddart y B. Bobek (1975) Pattern of demography in small mammal populations. En: F.B. Golley, K. Petrusewicz y L. Ryszkowski (Eds.) *Small mammals: their productivity and population dynamics*. Cambridge University Press. Cambridge. Pp: 73-102.
- 144) Fretwell, S.D. y H.L. Lucas (1970) On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica* 19: 16-36.
- 145) Fretwell, S.D. (1972) *Populations in seasonal environment*. Princenton Univ. Press. Nueva Jersey.
- 146) García, A. & F. Cervera (2001) Notas sobre la variación estacional y geográfica de la dieta del Búho chico *Asio otus*. *Ardeola* 48(1): 75-80
- 147) García, A.M. (1999) *Distribución y dieta del visón americano (Mustela vison Schreber, 1777) en el río Tormes (Salamanca)*. Tesis de Licenciatura. Universidad de Salamanca.
- 148) García-Murillo, P. y A. Sousa (1999) El paisaje vegetal de la zona oeste del Parque Natural de Doñana (Huelva). *Lagascalia* 21(1): 111-132.
- 149) García-Novó, F. (1977). The effects of fire in the vegetation of Doñana National Park. En: Mooney, H. y Conrad, F. (eds). *Symposium of the environmental consequences of fire and fuel management in mediterranean ecosystems*. Technical Report WO-3. U.S. Forest Service. Washington: 318-325
- 150) García-Novó, F. y C. Marín (2005) *Doñana. Agua y Biosfera*. Ed. Doñana 2005, Confederación Hidrográfica del Guadalquivir, Ministerio de Medio Ambiente. Madrid. 353 pp.
- 151) García-Novó, F., J. Merino, L. Ramírez, M. Ródenas, F. Sancho, A. Torres, A.F. González, F. Díaz, C. Allier, V. Bresset y A. Lacoste (1977) *Doñana. Prospección e inventario de ecosistemas*. Ministerio de Agricultura. ICONA. Monografía 18.
- 152) Garde, J., M.C. Escala y J. Ventura (1993) Determinación de la edad relativa de la rata de agua meridional, *Arvicola sapidus* Miller, 1908 (Rodentia, Arvicolidae). *Doñana, Acta Vertebrata*, 20 (2): 266-276.
- 153) Garde, J.C. y M.C. Escala (1993a) Depredación y selección intraespecífica de la lechuza común (*Tyto alba*) sobre la rata de agua (*Arvicola sapidus*). *Ardeola* 40(2): 173-175.
- 154) Garde, J.M. (1992) *Biología de la rata de agua Arvicola sapidus Miller, 1908 (Rodentia, Arvicolidae) en el Sur de Navarra (España)*. Tesis Doctoral. Universidad de Navarra.
- 155) Garde, J.M. y M.C. Escala (1993b) Situación actual de la rata de agua, *Arvicola sapidus* Miller, 1908 (Rodentia, Arvicolidae) en Navarra. *Centro de Estudios Merindad de Tudela* 5: 121-130.
- 156) Garde, J.M. y M.C. Escala (1995) Peso de los cristallinos y aproximación a la edad en *Arvicola sapidus* Miller, 1908 (Rodentia, Arvicolidae). *Munibe* 47: 129-135.
- 157) Garde, J.M. y M.C. Escala (1996a) Morphometric characteristics and relative growth of the water vole, *Arvicola sapidus* (Rodentia, Arvicolidae). *Folia Zoologica* 45(3): 227-236.
- 158) Garde, J.M. y M.C. Escala (1996b) Reproductive cycle of *Arvicola sapidus* (Rodentia, Arvicolidae) from southern Navarre, Spain. *Acta Theriologica* 41(4): 353-365.
- 159) Garde, J.M. y M.C. Escala (1999) Coats and moults of the water vole *Arvicola sapidus* Miller, 1908 (Rodentia, Arvicolinae) in southern Navarre (Spain). *Z. Säugetierkunde* 64: 332-343.
- 160) Garde, J.M. y M.C. Escala (2000) The diet of the southern water vole, *Arvicola sapidus* in southern Navarre (Spain). *Folia Zool.* 49(4): 287-293.
- 161) Garde, J.M. y M.C. Escala (2001) Características del pelo de la Rata de Agua, *Arvicola sapidus* Miller, 1908 (Rodentia, Arvicolidae), del sur de Navarra (España). *Revista del Centro de Estudios Merindad de Tudela* 11: 169-180.
- 162) Gartrell, B.D. y E. J. Kirk (2005) Euthanasia of reptiles in New Zealand: Current issues and methods. *Kokako* 12(1): 12-15.
- 163) Garzón, J. (1968) Las rapaces y otras aves de la Sierra de Gata. *Ardeola* 14: 97-130
- 164) Garzón, P., F. Palacios y C. Ibáñez (1980) Primeros datos sobre la alimentación del jabalí (*Sus scrofa baeticus* Thomas, 1912) en el Parque Nacional de Doñana. *II Reunión Iberoamer. Cons. Zool. Vert.*, Cáceres.
- 165) Gates, S. y P.F. Donald (2000) Local extinction of British farmland birds and the prediction of further loss. *Journal of Applied Ecology* 37: 806-820.
- 166) GEDEB (1986) *Estudio descriptivo de la flora y fauna vertebrada del Embalse del Ebro*. Informe Inédito. Burgos.
- 167) Genovesi, P. (2001). *Guidelines for eradication of terrestrial vertebrates: a european contribution to the invasive alien species issue*. Convention of the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats. Council of Europe. Strasbourg. 28 pp.
- 168) Germano, D.J. y D.F. Williams. (1993) Field evaluation of using passive integrated transponder (PIT) tags to permanently mark lizards. *Herpetological Review* 24:54-56.
- 169) Getz, L.L. (1972) Social structure and aggressive behaviour in a population of *Microtus pennsylvanicus*. *Journal of Mammalogy*, 53: 310-327.
- 170) Getz, L.L. (1985) Habitats. En: R.H. Tamarin (Ed.) *Biology of New World Microtus*. Special publication no. 8. The American Society of Mammalogists. Pp: 286-309
- 171) Gibbons, J.W. y K.M. Andrews (2004) PIT tagging: simple technology at its best. *BioScience* 54(5): 447-454.
- 172) Gilbert, B.S., C.J. Krebs, D. Talarico y D.B. Cichowski (1986) Do *Clethrionomys rutilus* females suppress maturation of juveniles? *Journal of Animal Ecology* 55: 543-552.



- 173) Gil-Sánchez, J. M. (1998). Dieta comparada del gato montés (*Felis silvestris*) y la jineta (*Genetta genetta*) en un área de simpatria en las Sierras Subbéticas (SE España). *Miscellània Zoològica* 21(2): 57-64.
- 174) Gipps, J.H.W. (1985) Spacing behaviour and male reproductive ecology in voles of the genus *Clethrionomys*. *Annales Zoologici Fennici* 22: 343-351
- 175) Gliwicz, J. (1990) Habitat-dependent reproductive success in bank voles. En: R.H. Tamarin, R.S. Ostfeld, S.R. Pugh y G. Bujalska. *Social systems and populations cycles in voles*. Birkhäuser-Verlag. Basel. Switzerland. Pp: 169-179.
- 176) Gliwicz, J. (1996) Life history of voles: growth and maturation in seasonal cohorts of the root vole. *Miscellània Zoològica* 19(1): 1-12.
- 177) González, J. y J. Román (1988) *Atlas de micromamíferos de la provincia de Burgos*. Ed. J. González. Burgos. 154 pp.
- 178) González, J.L. (1991) *El aguilucho lagunero Circus aeruginosus (L. 1748) en España. Situación, Biología de la Reproducción, Alimentación y Conservación*. Colección Técnica. ICONA. 216 PP.
- 179) González, J.L. y L.M. González (1984) Sobre el tamaño, distribución y alimentación de la población reproductora de aguilucho lagunero (*Circus aeruginosus* L. 1758) en La Mancha (España Central). En: Alaman, O., A. de Juan, X. Parellada, J. Ramón y J. Tico (Eds). *Rapinyaires Mediterranis II*. Centre de Recerca i Protecció de Rapinyaires. pp. 46-53
- 180) Gosàlbez, J. (1987a) *Insectívors i Rosegadors de Catalunya. Metodologia d'estudi i catàleg faunístic*. Ed. Ketres. Barcelona. Pp: 192-196
- 181) Gosàlbez, J. (1987b) Rata d'aigua (*Arvicola sapidus*). En: J. Gosàlbez (coord.) 13. Amfibis, Rèptils i Mamífers. *Història Natural dels Països Catalans*. Enciclopedia Catalana S.A. Barcelona. Pp: 341-343
- 182) Gosling, L.M., S.C. Roberts, E.A. Thornton y M.J. Andrew (2000) Life history costs of olfactory status signalling in mice. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 48: 328-332.
- 183) Gotthard, K. (2000) Increased risk of predation as a cost of high growth rate: an experimental test in a butterfly. *Journal of Animal Ecology* 69: 896-902.
- 184) Graells, M.P. (1897) *Fauna Mastodològica Ibérica*. Memorias de la Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Madrid. Pp: 504-506
- 185) Graf, J.D. (1982) Génétique biochimique, zoogéographie et taxonomie des Arvicolidae (Mammalia, Rodentia). *Revue Suisse Zool.* 89(3): 749-787.
- 186) Graf, J.D. y A. Scholl (1975) Variations enzymatiques et relations phylétiques entre neuf espèces de Microtinae (Mammalia, Rodentia). *Revue Suisse Zool.* 82: 681-687.
- 187) Granados, M. (1987) *Transformaciones históricas de los ecosistemas del Parque Nacional de Doñana*. Tesis Doctoral, Universidad de Sevilla.
- 188) Granados, M., A. Martín y F. García-Novo (1986) El papel del fuego en los ecosistemas de Doñana. *Boletín de la Estación Central de Ecología*, 15(29): 17-28
- 189) Granados, M., A. Martín y F. García-Novo (1987) Evolución conjunta del paisaje y su gestión. El caso del Parque Nacional de Doñana. *Estudios Territoriales*, 24: 183-197.
- 190) Greenwood, P. y P.H. Harvey (1982) The natal and breeding dispersal of birds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13: 1-21.
- 191) Greenwood, P.J. (1980) Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Anim. Behav.* 28: 1.140-1.162.
- 192) Gromov, I.M. y I.Ya. Polyakov (1992) *Fauna of the USSR Mammals*. Vol. III, No. 8. Voles (Microtinae). Brill Academic Publishers. 725 pp.
- 193) Gumell, J. y J.R. Flowerdew (1994) *Live trapping small mammals. A practical guide*. Ocasional Publication No. 3. The Mammal Society. London. 36 pp.
- 194) Hanski, I. (1999) *Metapopulation Ecology*. Oxford University Press. UK. 313 pp.
- 195) Hanski, I., H. Henttonen, E. Korpimäki, L. Oksane y P. Turchin (2001) Small-rodent dynamics and predation. *Ecology* 82(6): 1505-1520.
- 196) Hansson, L. (1982) Experiments on habitat selection in voles: implications for the inverse distribution of two common european species. *Oecologia (Berl)* 52: 246-252.
- 197) Heim de Balsac, H. y R. Guislain (1955) Evolution et spéciation des campagnols du genre *Arvicola* en territoire Français. *Mammalia* 19: 367-390.
- 198) Herman, M.F., J.F. Pepper y L.A. Herman (1982) Field and laboratory techniques for anesthetizing marten with halothane gas. *Wildl. Soc. Bull.* 10(3): 275-277.
- 199) Herman, S.G. (2002) Wildlife biology and Natural History: time for a reunion. *Journal of Wildlife Management* 66(4): 933-946.
- 200) Herrera, C. (1973) Régimen alimenticio de *Tyto alba* en España Sudoccidental. *Ardeola* 19(2): 359-394
- 201) Herrera, C. M. y F. Hiraldo (1976) Food-niche and trophic relationships among European owls. *Ornis. Scand.* 7: 29-41.
- 202) Herrero, A., R. Balbás, R. Simal, M.A. Toca, J. Román, F. Jubete y M. Bahillo (2005) *Fauna de Cantabria. Los Mamíferos*. Cantabria Tradicional. Torrelavega. Pp: 111-112
- 203) Herrero, J. A. García-Serrano, S. Couto, V.M. Ortuño y R. García-González (2006) Diet of wild boar *Sus scrofa* L. and crop damage in an intensive agroecosystem. *Eur J Wildl Res* 52: 245-250
- 204) Heske, E.H. y R.S. Ostfeld (1990) Sexual dimorphism in size, relative size of testes and mating systems in north american voles. *Journal of Mammalogy* 71(4): 510-519.
- 205) Heske, E.J. (1987) Responses of a population of California Voles, *Microtus californicus*, to odor-baited traps. *Journal of Mammalogy* 68(1): 64-72.
- 206) Heske, E.J., S.K. Robinson y J.D. Brawn (1999) Predator activity and predation on songbird nests on forest-field edges in east-central Illinois. *Landscape Ecology* 14: 345-354.
- 207) Hewitt, G. (2000) The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405(22): 907-913
- 208) Hiraldo, F., J. Andrada y F.F. Parreño (1975) Diet of the Eagle Owl (*Bubo bubo*) in Mediterranean Spain. *Doñana, Acta Vertebrata*, 2(2): 161-177
- 209) Holechek, J.L., M. Vavra y R.D. Pieper (1982) Botanical composition determination of range



- herbivore diets: a review. *Journal of Range Management* 35(3): 309-315.
- 210) Holisova, V. (1973) Variation in weight of gastrointestinal tract with contents in *Clethrionomys glareolus* captured with snap-traps. *Zool. Listy* 22(4): 297-309.
- 211) Hope, D., N. Picozzi, D.C. Catt y R. Moss (1996) Effects of reducing sheep grazing in the Scottish Highlands. *J. Range Manage.* 49: 301-310.
- 212) Horton, T.H. (1984) Growth and reproductive development of male *Microtus montanus* is affected by the prenatal photoperiod. *Biology of Reproduction* 31: 499-504.
- 213) Howard, W.E. (1960) Innate and environmental dispersal of individual vertebrates. *Am. Midl. Nat.* 63(1): 152-161.
- 214) Hughes, J.J., D. Ward y M.R. Perrin (1994) Predation risk and competition affect habitat selection and activity of Namib desert gerbils. *Ecology* 75(5): 1.397-1.405.
- 215) Humphrey, J.W. y G.S. Patterson (2000) Effects of late summer cattle grazing on the diversity of riparian pasture vegetation in an upland conifer forest. *Journal of Applied Ecology* 37(6): 986-996.
- 216) Ibáñez, C. y J.I. Ibáñez (1977) Alimentación del tejón (Meles meles L. 1758) en el Rasillo de Cameros (Logroño, España). *I Reunión Iberoamer. Zool. Vert., La Rábida*: 517-527
- 217) Ims, R.A. (1987) Male spacing systems in microtine rodents. *The American Naturalist* 130(4): 475-484.
- 218) Innes, D.G.L. y J.S. Millar (1987) The mean number of litters per breeding season in small mammal populations: a comparison of methods. *Journal of Mammalogy* 68(3): 675-678.
- 219) Innes, D.G.L. y J.S. Millar (1994) Life histories of *Clethrionomys* and *Microtus* (Microtinae). *Mammal Rev.* 24(4): 179-207.
- 220) Iskjaer, C., N.A. Slade, J.E. Childs, G.E. Glass y G.W. Korch (1989) Body mass as a measure of body size in small mammals. *J. Mamm* 70(3): 662-667.
- 221) Iverson, S.L. y B.N. Turner (1974) Winter weight dynamics in *Microtus pennsylvanicus*. *Ecology* 55: 1030-1041.
- 222) Jacob, J. y N. Hempel (2003) Effects of farming practices on spatial behaviour of common voles. *Journal of Ethology* 21(1): 45-50
- 223) Jedrzejewski, W., B. Jedrzejewka y L. Szymura (1995) Weasel population response, home range, and predation on rodents in a deciduous forest in Poland. *Ecology* 76(1): 179-195.
- 224) Jeppsson, B. (1990) Effects of density and resources on the social system of water voles. En: R.H. Tamarin, R.S. Ostfeld, S.R. Pugh y G. Bujalska. *Social systems and populations cycles in voles*. Birkhäuser-Verlag. Basel. Switzerland. Pp: 213-226.
- 225) Joffre, R., S. Rambal y T. Winkel (2001) Respuestas de las plantas mediterráneas a la limitación de agua: desde la hoja hasta el dosel. En: R. Zamora y F.I. Pugnaire de Iraola. (Eds.) *Ecosistemas Mediterráneos. Análisis Funcional*. Colección Textos Universitarios, 32: 37-65
- 226) Jolly, G.M. (1965) Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-stochastic model. *Biometrika* 52(1/2): 225-247.
- 227) Kaufman, D.W. (1974) Differential owl predation on white and agouti *Mus musculus*. *Auk* 91: 172-173.
- 228) Kaufman, D.W. y C.K. Wagner (1973) Differential survival of white and agouti *Mus musculus* under natural conditions. *J. Mammal.* 54: 281-283
- 229) Keller, B.L. (1985) Reproductive patterns. En: R.H. Tamarin (Ed.) *Biology of New World Microtus*. Special publication no. 8. The American Society of Mammalogists. Pp: 725-778.
- 230) Keller, B.L. y C.J. Krebs (1970) *Microtus* population biology: III. Reproductive changes in fluctuating populations of *M. ochrogaster* and *M. pennsylvanicus* in southern Indiana, 1965-67. *Ecological Monographs* 40(3): 263-294.
- 231) Kith-Tassara, M. (1946) El problema de las dunas del suroeste de España. *Montes* 11: 414-419
- 232) Klaus, M. (2003) The status, habitat, and response to grazing of water vole populations in the Big Horn Mountains of Wyoming, U.S.A. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 35(1): 100-109.
- 233) Klaus, M. y G.P. Beauvais (2004). *Water vole (Microtus richardsoni): A Technical Conservation Assessment*. USDA Forest Service, Rocky Mountain Region, Species Conservation Project. 55 pp.
- 234) Klaus, M., R.E. Moore y E. Vyse (1999) Impact of Precipitation and Grazing on the Water Vole in the Beartooth Mountains on Montana and Wyoming, U.S.A. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 31(3): 278-282.
- 235) Klemola, T., M. Koivula, E. Korpimäki y K. Norrdahl (1997) Small mustelid predation slows population growth of *Microtus* voles: a predator reduction experiment. *Journal of Animal Ecology* 66: 607-614.
- 236) Koivula, M. y J. Viitala (1999) Rough legged buzzards use vole scent marks to assess hunting areas. *J. Avian Biol.* 30: 329-335.
- 237) Koivunen, V., E. Korpimäki y H. Hakkarainen (1996) Differential avian predation on sex and size classes of small mammals: doomed surplus or dominant individuals? *Ann. Zool. Fennici* 33: 293-301.
- 238) Korpimäki, E. (1985) Prey choice strategies of the kestrel *Falco tinnunculus* in relation to available small mammals and other Finnish birds of prey. *Ann. Zool. Fennici* 22: 91-104.
- 239) Korpimäki, E. (1993) Regulation of multiannual vole cycles by density-dependent avian and mammalian predation. *Oikos* 46: 124-127.
- 240) Korpimäki, E., K. Norrdahl y T. Rinta-Jaskari (1991) Responses of stoats and least weasels to fluctuating vole abundances: Is the low phase of the vole cycle due to mustelid predation? *Oecologia* 88: 552-561.
- 241) Koskela, E. (1998) Offspring growth, survival and reproductive success in the bank vole: a litter size manipulation experiment. *Oecologia* 115: 379-384.
- 242) Krebs, C.J. (1998) *Ecological methodology*. Benjamin/Cummings. California. 620 pp.
- 243) Krebs, C.J. y J.H. Myers (1974) Population cycles in small mammals. *Adv. Ecol. Res.*, 8: 267-399.
- 244) Lacki, M.J., P.N. Smith, W.T. Peneston y F.D. Vogt (1989) Use of methoxyflurane to surgically implant transmitters in muskrats. *J. Wildl. Manage.* 53(2): 331-333.
- 245) Lagerström, M. y I. Häkkinen (1978) Uneven sex ratio of voles in the food of *Aegolius funereus* and *Strix aluco*. *Ornis Fennica* 55: 149-153.
- 246) Lagos, V.O., L.C. Contreras, P.L. Meserve, J.R. Gutiérrez y F.M. Jaksic (1995) Effects of predation risk on space use by small mammals, a field



- experiment with Neotropical rodents. *Oikos* 74: 259-264.
- 247) Lama, G. (1951) Diez años de trabajos forestales. *Revista de Montes* 39: 195-201.
- 248) Lawton, J.H. y G.L. Woodroffe (1991) Habitat and the Distribution of Water Voles: Why are there Gaps in a Species' Range? *Journal of Animal Ecology* 60(1): 79-91.
- 249) Lázaro, M.E. (1984) *Contribución al estudio de la alimentación de la cigüeña blanca, Ciconia c. ciconia (L.) en España*. Tesis Doctoral. Editorial de la Universidad Complutense de Madrid.
- 250) Lebreton, J.-D., K.P. Burnham, J. Clobert y D. R. Anderson (1992) Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs* 62(1): 67-118.
- 251) Leiva, A., G. Pareja y J. Aragonés (1994) Alimentación del Águila Perdicera (*Hieraaetus fasciatus*) en la provincia de Córdoba. *Aegypius* 12: 15-21
- 252) Lidicker, W.Z. (1999) Responses of mammals to habitat edges: an overview. *Landscape Ecology* 14: 333-343.
- 253) Lima, S. y L.M. Dill (1990) Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 68: 619-640.
- 254) Lin, Y.T.K. y G.O. Batzli (2001) The influence of habitat quality on dispersal, demography, and population dynamics of voles. *Ecological Monographs* 71(2): 245-275.
- 255) Lincoln, R., G. Boxshall y P. Clark (1998) *A dictionary of ecology, evolution and systematics*. Cambridge University Press. 361 pp.
- 256) Lindberg, M. y E. Rexstad (2002) Capture-recapture sampling designs. En: A.H. El-Shaarawi y W.W. Piegorsch (Eds.) *Encyclopedia of Environmetrics*. Chichester, John Wiley & Sons, Ltd.
- 257) Lindroth, R.L. y G.O. Batzli (1984) Food habits of the meadow vole (*Microtus pennsylvanicus*) in bluegrass and prairie habitats. *Journal of Mammalogy* 65(4): 600-606.
- 258) Lindroth, R.L. y G.O. Batzli (1984) Plant phenolics as chemical defenses: Effects of natural phenolics on survival and growth of prairie voles (*Microtus ochrogaster*). *Journal of Chemical Ecology* 10(2): 229-244.
- 259) Llamas, M.R. (1990) Geohydrology of the eolian sands of the Doñana National Park (Spain). *Catena Supplement* 18: 145-154.
- 260) Lombardi, L., N. Fernández, S. Moreno y R. Villafuerte (2003). Habitat-related differences in rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) abundance, distribution and activity. *Journal of Mammalogy* 84(1): 26-36.
- 261) Longland, W.S. y M.V. Price (1991) Direct observations of owls and heteromyid rodents, can predation risk explain microhabitat use? *Ecology* 72: 2.261-2.273.
- 262) López-Gordo, J.L. (1973) Sobre la alimentación del cárabo (*Strix aluco*) en España Central. *Ardeola* 19(2): 429-437
- 263) López-Gordo, J.L., E. Lázaro y A. Fernández-Jorge (1977) Comparación de las dietas de *Strix aluco*, *Asio otus* y *Tyto alba* en un mismo biotopo de la provincia de Madrid. *Ardeola* 23: 189-221
- 264) López-Nieves, P. y J.A. Hernando (1984) Food habits of the otter in the Central Sierra Morena (Córdoba, Spain). *Acta Theriologica* 29(32): 383-401
- 265) Louarn, H. L. (1971) Determination de l'age par la pesse des cristallins chez quelques especes de rongeurs. *Mammalia* 35(4): 636-643.
- 266) Loucougaray, G., A. Bonis y J.-B. Bouzillé (2004) Effects of grazing by horses and/or cattle on the diversity of coastal grasslands in western France. *Biological Conservation* 116:59-71.
- 267) Lowe, F.A. (1954) *The heron*. New Naturalist Series. Collins. London
- 268) Luque-Larena, J.J., P. López y J. Gosálbez (2001) Scent matching modulates space use and agonistic behaviour between male snow voles, *Chionomys nivalis*. *Animal Behaviour* 62: 1.089-1.095.
- 269) Luque-Larena, J.J., P. López y J. Gosálbez (2004) Spacing behavior and morphology predict promiscuous mating strategies in the rock-dwelling snow vole, *Chionomys nivalis*. *Can. J. Zool.* 82: 1.051-1.060.
- 270) Macdonald, D. y P. Barrett (1993) *Mammals of Britain and Europe*. Harper Collins. London. 312 pp.
- 271) Macdonald, D. y R. Strachan (1999) *The Mink and the Water vole. Analyses for conservation*. Wildlife Conservation Research Unit. Oxford. 161 pp.
- 272) Macdonald, D.W., V.E. Sidorovich, E.I. Anisomova, N.V. Sidorovich y P.J. Johnson (2002) The impact of American mink *Mustela vison* and European mink *Mustela lutreola* on water voles *Arvicola terrestris* in Belarus. *Ecography* 25: 295-302.
- 273) Macías-Fuentes, F.J., J. Calzada, J. Román y F. Navarro (2003) Dieta de la rata de agua (*Arvicola sapidus*) en Doñana. VI Jornadas de la Sociedad Española para la Conservación y Estudio de los Mamíferos. Ciudad Real. Pp. 109.
- 274) Magnhagen, C. (1991) Predation risk as a cost of reproduction. *Tree* 6(6): 183-186.
- 275) Magurran, A.E. (1989) *Diversidad ecológica y su medición*. Ed. Vedral. Barcelona. 200 pp.
- 276) Majkowski, J. y J. Uchmanski (1980) Theoretical foundations of individual growth equations in animals. *Polish Ecological Studies* 6(1): 7-31.
- 277) Mañéz, M. (1981) Variaciones geográficas y estacionales en la dieta del mochuelo común (*Athene noctua noctua*) en España. XV Congr. Int. Fauna Cinegética y Silvestre. Trujillo 1981.
- 278) Mañéz, M. (1983) Espectro alimenticio del mochuelo común (*Athene noctua*) en España. *Alytes* 1: 275-290
- 279) Manson, R.H., R.O. Ostfeld y C.K. Canham (1999) Responses of a small mammal community to heterogeneity along forest-old-field edges. *Landscape Ecology* 14: 355-367.
- 280) Maran, T., H. Kruuk, D.W. Macdonald y M. Polma (1998) Diet of two species of mink in Estonia: displacement of *Mustela lutreola* by *M. vison*. *J. Zool. Lond.* 245: 218-222.
- 281) Martinet, L. (1966) Determination de l'age chez le campagnol des champs (*Microtus arvalis* Pallas) par la pesse du cristalin. *Mammalia* 30(3): 425-430.
- 282) Martinet, L. y F. Spitz (1971) Variations saisonnières de la croissance et de la mortalité du campagnol des champs, *Microtus arvalis*. Role du photoperiodisme et de la végétation sur ces variations. *Mammalia* 35(1): 38-84.



- 283) Mayr, E. (1956) Geographical gradients and climatic adaptation. *Evolution* 10: 105-108.
- 284) Mayr, E. (1998) Así es la Biología. Ed. Debate. Madrid.
- 285) McNaughton, S.J. (1976) Serengeti migratori wildebeest: facilitation of energy flows by grazing. *Science* 191: 92-94.
- 286) McNaughton, S.J. (1979) Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationships in the Serengeti. *The American Naturalist*, 113(5): 691-703.
- 287) Melendro, J., J. Gisbert y A. Rodríguez-Valverde (1978) Datos sobre la alimentación de *Ciconia ciconia*. *Ardeola* 24: 207-209
- 288) Melero, Y. (2007) Estudio poblacional del visón americano (*Mustela vison*) en Cataluña: ecología y control de una especie invasora. Tesis Doctoral. Universidad de Barcelona. 291 pp.
- 289) Merritt, J. F. y D. A. Zegers (1991) Seasonal thermogenesis and body-mass dynamics of *Clethrionomys gapperi*. *Can. J. Zool.* 69: 2.771-2.777.
- 290) Miller, G.S. (1908) Eighteen new European Voles. *Annals and Magazine of Natural History* 1: 194-208.
- 291) Mitrakos, K. (1980) A theory for Mediterranean plant life. *Acta Oecologica* 1: 245-252.
- 292) Monleón, M. and J. M. Gil-Sánchez (2003). Food habits of the wildcat (*Felis silvestris*) in a peculiar habitat: the Mediterranean high mountain. *J.Zool., Lond.* 260: 17-22.
- 293) Moore, J. y R. Ali (1984) Are dispersal and inbreeding avoidance related? *Animal Behaviour* 32: 94-112.
- 294) Morales, J.J., M. Lizana y F. Acera (2004) Ecología trófica de la nutria paleártica *Lutra lutra* en el río Francia (Cuenca del Tajo, Salamanca). *Galemys* 16(2): 57-77
- 295) Moreno, S. (1980) Datos sobre la reproducción del ratón de campo (*Apodemus sylvaticus*) en la Reserva Biológica de Doñana. *Actas II Reunión Iberoamericana*. Conservación Zool. Vert. Cáceres.
- 296) Moreno, S. y Balbontín, J. (1998) Rata de agua, *Arvicola sapidus* Miller, 1908. En: Blanco, J.C. *Mamíferos de España*. Ed. Planeta. Barcelona. Pp: 227-231
- 297) Morris, D. W. (1996) Coexistence of specialist and generalist rodents via habitat selection. *Ecology* 77(8): 2352-2364.
- 298) Morris, D.W. (2003a) How can we apply theories of habitat selection to wildlife conservation and management? *Wildlife Research* 30: 303-319.
- 299) Morris, D.W. (2003b) Toward an ecological synthesis: a case for habitat selection. *Oecologia* 136: 1-13.
- 300) Nadal, J. y X. Palaus (1967) Micromamíferos hallados en egagrópilas de *Tyto alba*. *P. Inst. Biol. Apl.* 42: 5-15
- 301) Nadeau, J.H. (1985) Ontogeny. En: R.H. Tamarin (Ed.) *Biology of New World Microtus*. Special publication no. 8. The American Society of Mammalogists. Pp: 254-285
- 302) Nasledova, N.I., N.S. Plotnikova y L.N. Ivanova (1984) The breeding of the water vole (*Arvicola terrestris*) under the controlled conditions. *Zoologicheskij zhurnal* 63(5): 745-748.
- 303) Nasledova, N.I., N.S. Plotnikova y L.N. Ivanova (1985) Reproduction of the water vole (*Arvicola terrestris* L.) during long-term intermittent dehydration. *Sov. J. Ecol.* 16(5): 293-296.
- 304) Naves, J., A. Fernández-Gil, C. Rodríguez y M. Delibes (2006) Brown bear food habits at the border of its range: a long-term study. *Journal of Mammalogy* 87(5): 899-908.
- 305) Nazarova, G.G. y V.I. Evsikov (2000) Influence of rearing conditions on survival, reproductive characters, and sex ratio of progeny in water vole (*Arvicola terrestris*). *Zoologicheskij Zhurnal* 79: 58-63.
- 306) Negus, N.C., P.J. Berger y A.J. Pinter (1992). Phenotypic plasticity of the montane vole (*Microtus montanus*) in unpredictable environments. *Can. J. Zool.* 70: 2.121-2.124.
- 307) Nores, C. (1989) *Variación temporal y espacial de los micromamíferos. Determinación mediante el análisis de egagrópilas de Tyto alba*. Tesis Doctoral. Universidad de Oviedo.
- 308) Norrdahl, K. y E. Korpimäki (1998) Does mobility or sex of voles affect risk of predation by mammalian predators? *Ecology* 79(1): 226-232.
- 309) Nuevo, J.A. (1988) Datos sobre la dieta invernal de la lechuza común (*Tyto alba*) en una localidad riojana del valle del Ebro. *Estudios del Instituto Alavés de la Naturaleza*, 3: 319-330
- 310) Ojeda, J. F., 1987. *Organización del territorio en Doñana y su entorno próximo (Almonte)*. Siglos XVIII-XX. Monografías 49. Ministerio de Agricultura, Pesca de Alimentación.
- 311) Ojeda, J.F. (1992) Políticas forestales y medio ambiente en Doñana y su entorno. *Agricultura y Sociedad*, 65: 303-357
- 312) Oli, M.K. y Dobson, F.S. (1999) Population cycles in small mammals: the role of age at sexual maturity *Oikos* 86(3): 557-565.
- 313) Oli, M.K. y F.S. Dobson (2001) Population cycles in small mammals: The alfa-Hypothesis. *Journal of Mammalogy* 82(2): 573-581.
- 314) Ortega, A. y S. Casado (1986) Algunos datos sobre la alimentación invernal del milano real (*Milvus milvus*) en el centro de España. *V Conferencia Internacional sobre Rapaces Mediterráneas*. Evora (Portugal).
- 315) Ortega, A. y S. Casado (1991) Alimentación invernal del Milano Real (*Milvus milvus*) en la provincia de Madrid. Doñana, *Acta Vertebrata*, 18(2): 195-204
- 316) Ostfeld, R.S. (1985) Limiting resources and territoriality in microtine rodents. *The American Naturalist* 126(1): 1-15.
- 317) Ostfeld, R.S. (1990) The Ecology of Territoriality in Small Mammals. *Tree* 5(12): 411-415.
- 318) Ostfeld, R.S. y L.L. Klosterman (1990) Microtine social systems, adaptation and the comparative method. En: R.H. Tamarin, R.S. Ostfeld, S.R. Pugh y G. Bujalska. *Social systems and populations cycles in voles*. Birkhäuser-Verlag. Basel. Switzerland. Pp: 35-44.
- 319) Ostfeld, R.S., W.Z. Lidicker y E.J. Heske (1985) The relationship between habitat heterogeneity, space use and demography in a population of California voles. *Oikos* 45: 433-442.
- 320) Padial, J.M., J.M. Barea, F.J. Contreras, E. Avila y J. Pérez (1998) Dieta del azor común (*Accipiter gentilis*) en las Sierras Béticas de Granada durante el periodo de reproducción. *Ardeola* 45(1): 55-62
- 321) Palomares, F. (1990) *Ecología y organización social del meloncillo, Herpestes ichneumon, L. en el Parque Nacional de Doñana*. Tesis Doctoral. Universidad de Granada. 219 pp



- 322) Palomares, F. (2002) *Herpestes ichneumon* (Linnaeus, 1758). Meloncillo. En: L.J. Palomo y J. Gisbert (Eds.) *Atlas de los Mamíferos Terrestres de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-SECEM-SECEMU. Madrid. Pp: 286-289.
- 323) Palomares, F. y M. Delibes (1991a) Alimentación del meloncillo *Herpestes ichneumon* y de la gineta *Genetta genetta* en la Reserva Biológica de Doñana, S.O. de la Península Ibérica. *Doñana, Acta Vertebrata*, 18(1): 5-20
- 324) Palomares, F. y M. Delibes (1991b) Dieta del meloncillo, *Herpestes ichneumon*, en el Coto del Rey (norte del Parque Nacional de Doñana, S.O. de España). *Doñana, Acta Vertebrata*, 18(2): 187-194
- 325) Palomares, F. y M. Delibes (1991c). Ecología comparada de la gineta *Genetta genetta* (L.) y el meloncillo *Herpestes ichneumon* (L.) (Mammalia, Viverridae) en Doñana (SO de la Península Ibérica). *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Sec. Biol.)* 87-(1-4): 257-266.
- 326) Palomo, L.J., J.M. Vargas y A. Antúnez (1989) Reproduction de *Microtus* (*Pitymys*) *duodecimcostatus* (de Selys-Longchamps, 1839) (Mammalia: Rodentia) dans le sud de l'Espagne. *Vie Milieu* 39(3/4): 153-158.
- 327) Panteleyev, P.A. (1969) Population ecology of water vole and measures of control. *Nauka. Moscow*. 253 pp.
- 328) Paradis, E., G. Guédon y R. Pradel (1993) Estimation of sex- and age-related survival rates in a microtine population. *J. Wildl. Manage.* 57(1): 158-163.
- 329) Paton, P.W.C. (1994) The effect of edge on avian nest success: How strong is the evidence? *Conservation Biology* 8(1): 17-26.
- 330) Pearson, O.P. (1985) Predation. En: R.H. Tamarin (Ed.) *Biology of New World Microtus*. Special publication no. 8. The American Society of Mammalogists. Pp: 535-566.
- 331) Pelikán, J. (1982) *Microtus arvalis* on mown and unmown meadow. *Acta Sc. Nat. Brno* 16(11): 1-36.
- 332) Pérez-Mellado, V. (1978) Alimentación del Búho real (*Bubo bubo* L.) en España central. *Ardeola* 25: 93-112
- 333) Perry, J.S. (1943) Reproduction in the Water-Vole, *Arvicola amphibius*. *Proceedings of the Zoological Society* 112: 118-130.
- 334) Peters, R.H. (1983) *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press, Cambridge.
- 335) Petty, S.J. (1999) Diet of tawny owls (*Strix aluco*) in relation to field vole (*Microtus agrestis*) abundance in a conifer forest in northern England. *J. Zool., Lond.* 248: 451-465.
- 336) Pita, R., P. Beja y A. Mira (2007) Spatial population structure of the Cabrera vole in Mediterranean farmland: the relative role of patch and matrix effects. *Biological Conservation* 134: 383-392.
- 337) Pitkow, L.J., C.A. Sharer, X. Ren, T.R. Insel, E.F. Terwilliger y L.J. Young (2001) Facilitation of Affiliation and Pair-Bond Formation by Vasopressin Receptor Gene Transfer into the Ventral Forebrain of a Monogamous Vole. *The Journal of Neuroscience* 21(18): 7392-7396.
- 338) Pleguezuelos, J.M. y M. Moreno (1989) Alimentación primaveral de *Natrix maura* (Linne, 1758) (Ophidia, Colubridae) en el SE. De la Península Ibérica. *Rev. Esp. Herp.* 3(2): 221-236
- 339) Pollock, K.H., J.D. Nichols, C. Brownie y J.E. Hines (1990) Statistical inference for capture-recapture experiments. *Wildlife Monographs* 107: 1-97.
- 340) Primack, R.B. (2006) *Essentials of Conservation Biology*. Ed. Sinauer Associates. 585 pp.
- 341) Ranson, R.M. (1941) Pre-natal and Infant Mortality in a Laboratory Population of Voles (*Microtus agrestis*). *Proc. Zool. Soc. Lond. A*. 111: 45-57.
- 342) Rau, J.R. (1987) *Ecología del zorro, Vulpes vulpes, en la Reserva Biológica de Doñana, Huelva, SO de España*. Tesis Doctoral. Universidad de Sevilla. 265 pp.
- 343) Redondo, I., R. Álvarez y P. Jiménez (2001) *Restauración ecológica de la cubierta vegetal del complejo palustre del Abalarío*. Junta de Andalucía. Consejería de Medio Ambiente. 43 pp.
- 344) Reed, J.M. (1996) Using Statistical Probability to Increase Confidence of Inferring Species Extinction. *Conservation Biology* 10(4): 1283-1285
- 345) Reichstein, H. (1982) *Arvicola sapidus* Miller, 1908 – Südwesteuropäische Schermaus. En: Niethammer, J. y F. Krapp (Eds.). *Handbuch der Säugetiere Europas*. Band 2/1, Nagetiere II. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden. Pp: 211-216
- 346) Revilla, E. (1998) *Organización social del tejón en Doñana*. Tesis Doctoral. Universidad de León.
- 347) Rice, W.R. (1989) Analyzing tables of statistical tests. *Evolution* 43(1): 223-225.
- 348) Ricklefs, R.E. (1967) A graphical method of fitting equations to growth curves. *Ecology* 48(6): 978-983.
- 349) Rivas-Martínez, S. (1987) *Memoria del Mapa de Series de Vegetación de España*. 1: 400000. ICONA. Madrid.
- 350) Rodríguez, A. (1998) *Geomorfología del Parque Nacional de Doñana y su entorno*. Colección Técnica. Organismo Autónomo Parques Nacionales. Madrid. 146 pp.
- 351) Rodríguez, C. (2002) *Dieta de la lechuza común Tyto alba en el sur de la Provincia de Zamora. Aplicación a los patrones de afinidad paisajística de los micromamíferos (Insectivora, Rodentia)*. Tesis de Grado. Universidad de Salamanca. Salamanca.
- 352) Roman, J. (1995) Alimentación de la lechuza campestre (*Asio flammeus*) en la submeseta norte (España), durante el periodo reproductor. *Doñana, Acta Vertebrata*, 22(1-2): 115-119
- 353) Román, J. (1996) Roedores e Insectívoros. En: CEÑA, A. *Fauna de La Rioja. Vol I. Mamíferos*. Ed. Fundación Caja Rioja. Logroño. Pags: 254-255.
- 354) Román, J. (2003) Rata de Agua, *Arvicola sapidus* Miller, 1908. Guía de indicios de los mamíferos de la Península Ibérica, Islas Baleares y Canarias. *Galemys* 15 (2): 55-59.
- 355) Román, J. (2005) Insectívoros, Roedores y Lagomorfos. En: J.C. Velasco, M. Lizana, J. Román, M. Delibes y J. Fernández (2005) *Guía de los peces, anfibios, reptiles y mamíferos de Castilla y León*. Náyade Editorial. Medina del Campo. Valladolid. Pp: 241.
- 356) Román, J. (en prensa) Rata de agua, *Arvicola sapidus*. *Libro Rojo de los Mamíferos Españoles*. SECEM.
- 357) Román, J., G. Ruiz y M. Delibes (1999) *Estatus, distribución y problemas de conservación de los mamíferos carnívoros y otros vertebrados terrestres en los sectores norte y oeste del Parque Natural de*



- Doñana. Junta de Andalucía-CSIC. Informe no publicado. 180 pp.
- 358) Romero, R. (1986) *Estudio zoogeográfico de los micromamíferos de la provincia de Zamora*. Tesis de Licenciatura. Universidad de Santiago. Santiago de Compostela
- 359) Rose, R.K. (1979) Levels of wounding in the meadow vole, *Microtus pennsylvanicus*. *Journal of Mammalogy* 60(1): 37-45.
- 360) Rosell, C., P. Fernández-Llario y J. Herrero (2001) El Jabalí (*Sus scrofa* Linnaeus, 1758). *Galemys* 13(2): 1-25
- 361) Rosenzweig, M.L. (1981) A theory of habitat selection. *Ecology* 62(2): 327-335.
- 362) Rosenzweig, M.L. (1985) Some theoretical aspects of habitat selection. En: M.L. Cody (Ed.) *Habitat selection in birds*. Academic Press, Orlando. Pp: 517-540.
- 363) Ruiz-Bustos, A. (1999) Morphologic sequence and phylogeny of Quaternary arviculids. *Temas Geológico-Mineros ITGE* 26: 335-338.
- 364) Ruiz-Bustos, A. (2002) Enamel line molar analysis in Arvicolid rodent and its potencial use in biostratigraphy an Palaeoecology. *Micromamíferos y Biostratigrafía*. 1: 1-24.
- 365) Ruiz-Bustos, A. y I. Camacho (1973) Datos sobre la alimentación del *Bubo bubo* y determinación de micromamíferos en Sierra Nevada mediante egagrópilas. *Cuad. C. Biol.* 2(2): 57-61
- 366) Ruiz-Bustos, A. y J.A.R. Cantal (1999) Análisis sistemático y ecológico de los roedores del pleistoceno superior procedentes de la cueva de las ventanas (Granada, España). En: B. Andreo, F. Carrasco y J. J. Durán. (Eds) *Contribución del estudio científico de las cavidades kársticas al conocimiento geológico*. Nerja, Patronato de la Cueva de Nerja: 277-288.
- 367) Sah, S.A.M. (1998) *Spacing pattern and mating system in water voles (Arvicola terrestris) in north-east Scotland*. Tesis Doctoral. University of Aberdeen. 197 pp.
- 368) Saint-Girons, M.C. (1973) *Les Mammifères de France et du Benelux (faune marine exceptée)*. Ed. Doin. Paris. Pp: 323-326
- 369) Saint-Girons, M.C. y F. Spitz (1966) A propos de l'etude des micromammíferos par l'analyse des pelotes de rapaces. Interet et limites de la methode. *La Terre et la Vie* 1: 13-18.
- 370) Santos, X., G. A. Llorente, J.M. Pleguezuelos, J.C. Brito, S. Fahd y X. Parellada (2007). Variation in the diet of the Lataste's viper *Vipera latastei* in the Iberian Peninsula: seasonal, sexual and size-related effects. *Animal Biology* 57(1): 49-61.
- 371) Saucy, F. (1987) Space utilization in *Arvicola terrestris* scherman (Shaw). *Mammalia* 51(3): 477.
- 372) Saucy, F. (1999) *Arvicola sapidus* Miller, 1908. En: Mitchell-Jones, A.J., G. Amori, W. Bogdanowicz, B. Kryštufek, P.J.H. Reijnders, F. Spitzenberger, M. Stubbe, J.B.M. Thissen, V. Vohralík y J. Zima. *The Atlas of European Mammals*. Ed. T y AD Poyser Natural History. London. Pp: 220-221
- 373) Sauer, J.R. y N.A. Slade (1986) Field-determined growth rates of prairie voles (*Microtus ochrogaster*): observed patterns and environmental influences. *Journal of Mammalogy* 67(1): 61-68.
- 374) Sauer, J.R. y N.A. Slade (1987) Uinta ground squirrel demography: is body mass a better categorical variable than age? *Ecology* 68(3): 642-650.
- 375) Schmidly, D.J. (2005) What it means to be a naturalist and the future of natural history at american universities. *Journal of Mammalogy* 86(3): 449-456.
- 376) Schooley, R.L., B. van Horne y P. Burnham (1993) Passive integrated transponders for marking Free-ranging Townsend's Ground Squirrels. *Journal of Mammalogy* 74: 480-484.
- 377) Seabloom, R.W. (1985) Endocrinology. En: R.H. Tamarin (Ed.) *Biology of New World Microtus*. Special publication no. 8. The American Society of Mammalogists. Pp: 685-724.
- 378) Seber, G.A.F. (1965) A note on the multiple-recapture census. *Biometrika* 52(1/2): 249-259.
- 379) Sellers, P.J., J.A. Berry, G.J. Collatz, C.B. Field y F.G. Hall (1992) Canopy reflectance, photosynthesis, and transpiration. III. A reanalysis using improved leaf models and a new canopy integration scheme. *Remote Sensing of Environment* 42, 187-216
- 380) Serrano, D. (1998) Diferencias interhábitat en la alimentación del Búho Real (*Bubo bubo*) en el valle medio del Ebro (NE de España): efecto de la disponibilidad de conejo (*Oryctolagus cuniculus*). *Ardeola* 45(1): 35-46
- 381) Serrano, D. (1999) Alimentación invernal del milano real (*Milvus milvus*) en el Valle del Ebro. Rocín. *Anuario Ornitológico de Aragón 1995-1996*. SEO-Aragón. Zaragoza. Pp: 101-106
- 382) Shields, W.M. (1987) Dispersal and Mating Systems: Investigating Their Causal Connections. En: B.D. Chepko-Sade y Z.T. Halpin. *Mammalian Dispersal Patterns. The effects of Social Structure on Population Genetics*. Chicago and London, The University of Chicago Press: 3-24.
- 383) Smith, R.S. y S.P. Rushton (1994) The effects of grazing management on the vegetation of mesotrophic (meadow) grassland in Northern England. *Journal of Applied Ecology* 31(1): 13-24.
- 384) Söderström, B., T. Pärt y E. Linnarsson (2001) Grazing effects on between-year variation of farmland bird communities. *Ecol. Applic.* 11: 1.141-1.150.
- 385) Soriguer, R. (1981) Biología y dinámica de una población de conejos (*Oryctolagus cuniculus*, L.) en Andalucía occidental. *Doñana, Acta Vertebrata* 8(3), número especial: 1-379
- 386) Soriguer, R., L.J. Palomo y J. Ventura (2001) Rata de agua. *Arvicola sapidus* Miller, 1908. En: Franco, A. y M. Rodríguez. (Coor.) *Libro Rojo de los Vertebrados Amenazados de Andalucía*. Ed. Consejería de Medio Ambiente. Junta de Andalucía. Pp: 271
- 387) Soriguer, R.C. (1983) Consideraciones sobre el efecto de los conejos y los grandes herbívoros en los pastizales de la Vera de Doñana. *Doñana, Acta Vertebrata* 10(1): 155-168.
- 388) Soriguer, R.C. (1988) Alimentación del conejo (*Oryctolagus cuniculus* L. 1758) en Doñana. SO, España. *Doñana, Acta Vertebrata* 15(1): 141-150.
- 389) Soriguer, R.C., A. Rodríguez y L. Domínguez (2001) *Análisis de la incidencia de los grandes herbívoros en la marisma y vera del Parque Nacional de Doñana*. Serie Técnica. Organismo Autónomo Parques Nacionales. Madrid. 231 pp.



- 390) Sousa, A. y García-Murillo, P. (1999) Historical evolution of the Abalario lagoon complexes (Doñana Natural Park, SW Spain). *Limnetica* 16: 85-98
- 391) Sousa, A. y García-Murillo, P. (2003) Changes in the wetlands of Andalusia (Doñana Natural Park, SW Spain) at the end of the little ice age. *Climatic Change* 58: 193-217.
- 392) Sousa, A. y P. García (2005) *Historia ecológica y evolución de las lagunas peridunares del Parque Nacional de Doñana*. Naturaleza y Parques Nacionales. Serie Técnica. Ed. Organismo Autónomo de Parques Nacionales-Ministerio de Medio Ambiente. Bilbao. 169 pp.
- 393) Southwood, T.R.E. (1977) Habitat, the templet for ecological strategies? *J. Anim. Ecol.* 46: 337-365.
- 394) Stehn, R.A. y F.J. Jannett (1981) Male-induced abortion in various microtine rodents. *Journal of Mammalogy* 62: 369-372.
- 395) Stenseth, N.C. y W.Z. Lidicker (1992) The study of dispersal: a conceptual guide. En: N.C. Stenseth y W.Z. Lidicker (Eds.) *Animal Dispersal*. Small mammals as a model. Ed. Chapman & Hall. London. Pp: 5-20.
- 396) Stoddart, D.M., R.T. Aplin y M.J. Wood (1975) Evidence for social difference in the flank organ secretion of *Arvicola terrestris* (Rodentia: Microtinae). *J. Zool., Lond.* 177: 529-540.
- 397) Stoddart, M. (1971) Breeding and survival in a population of water voles. *Journal of Animal Ecology* 40(2): 487-494.
- 398) Strachan, R. (1997) *Water voles*. British Natural History Series. Whittet Books Ltd. London. 96 pp.
- 399) Strachan, R. (1998) *Water vole*. Conservation Handbook. Wildlife Conservation Research Unit. Oxford. 76 pp.
- 400) Sutcliffe, O. L., C. D. Thomas y D. Pegg (1997) Area-dependent migration by ringlet butterflies generates a mixture of patchy population and metapopulation attributes. *Oecologia* 109: 229-234.
- 401) Sutherland, W.J. (2000) *The Conservation Handbook: Research, Management and Policy*. Blackwell Publishing. 296 pp.
- 402) Taberlet, P., L. Fumagalli, A.G. Wust-Saucy y J.F. Cosson (1998) Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology* 7: 453-464.
- 403) Taitt, M.J. (1981) The effect of extra food on small rodent populations: I Deermice (*Peromyscus maniculatus*). *Journal of Animal Ecology* 50: 111-124.
- 404) Taitt, M.J. y C.J. Krebs (1981) The effect of extra food on small rodent populations: II. voles (*Microtus townsendii*). *Journal of Animal Ecology* 50: 125-137.
- 405) Taitt, M.J. y C.J. Krebs (1983) Predation, cover and food manipulations during a spring decline of *Microtus townsendii*. *Journal of Animal Ecology* 52: 837-848.
- 406) Tamarin R.H. (1985) *Biology of New World Microtus*. Special publication no. 8. The American Society of Mammalogists. 893 pp.
- 407) Tamarin, R.H., R.S. Ostfeld, S.R. Pugh y G. Bujalska (1990) *Social systems and populations cycles in voles*. Birkhäuser-Verlag. Basel. Switzerland.
- 408) Telfer, S., S.B. Piertney, J.F. Dallas, W.A. Stewart, F. Marshall, J.L. Gow y X. Lambin (2003) Parentage assignment detects frequent and large-scale dispersal in water voles. *Molecular Ecology* 12: 1939-1949.
- 409) Tellería, J.L. (1991) *Zoología evolutiva de los vertebrados*. Ed. Síntesis. Madrid. 168 pp.
- 410) Tellería, J.L. y C. Sáez-Royuela (1985) L'évolution démographique du sanglier (*Sus scrofa*) en Espagne. *Mammalia* 49(2): 195-202.
- 411) Terradas, J. (2001) *Ecología de la Vegetación. De la ecofisiología de las plantas a la dinámica de comunidades y paisajes*. Ed. Omega. Barcelona. 703 pp.
- 412) Thines, N.J.S., L.A. Shipley y R.D. Saylor (2004) Effects of cattle grazing on ecology and habitat of Columbia Basin pygmy rabbits (*Brachylagus idahoensis*). *Biological Conservation* 119: 525-534.
- 413) Torre, I., A. Arrizabalaga y C. Flaquer (2004) Three methods for assessing richness and composition of small mammal communities. *Journal of Mammalogy* 85: 524-530.
- 414) Torres, A., C. Allier, L. Ramírez y F. García-Novo (1977) Sistemas de dunas. En: García-Novo, F., J. Merino, L. Ramírez, M. Ródenas, F. Sancho, A. Torres, A.F. González, F. Díaz, C. Allier, V. Bresset y A. Lacoste. *Doñana. Prospección e inventario de ecosistemas*. Ministerio de Agricultura. ICONA. Monografía 18. : 195-224
- 415) Triant, D.A. y J.A. DeWoody (2006) Accelerated molecular evolution in *Microtus* (Rodentia) as assessed via complete mitochondrial genome sequences. *Genetica* 128: 95-108.
- 416) Turner, B.N. y S.L. Iverson (1973) The annual cycle of aggression in male *Microtus pennsylvanicus*, and its relation to population parameters. *Ecology* 54(5): 967-981.
- 417) Twigg, G.I. (1975) Techniques in Mammalogy. *Mammal Review* 9(3): 71-116.
- 418) Valladares, F., A. Milagrosa, J. Peñuelas, R. Ogaya, J.J. Camarero, L. Corchero, S. Sisó y E. Gil-Pelegrin (2004) Estrés hídrico: ecofisiología y escalas de sequía. En: F. Valladares (Ed.) *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Ministerio de Medio Ambiente. EGRAF S.A. Madrid. Pp: 163-190.
- 419) Valverde, J.A. (1958) An Ecological Sketch of the Coto Doñana. *British Birds* 51(1): 1-23.
- 420) Valverde, J.A. (1960) Vertebrados de las marismas del Guadalquivir. *Archivos del Instituto de Aclimatación*. Vol. IX. Almería.
- 421) Valverde, J.A. (1967) Estructura de una comunidad de vertebrados terrestres. *Monografías de la Estación Biológica de Doñana*, 1. Madrid. 218 pp.
- 422) Van Horne, B. (1983) Density as a misleading indicator of habitat quality. *Journal of Wildlife Management* 47(4): 893-901.
- 423) VanBlankenstein, T. y R.G. Botzler (1996) Effect of ectoparasite removal procedures on recapture of *Microtus californicus*. *Journal of Wildlife Diseases* 32(4): 714-715.
- 424) Vaughan, A.B. y P.V. Cole (1969) *Anaesthetics*. Oxford Univ. Press, London. U.K. 306 pp.
- 425) Veiga, J.P. (1985) *Ecología de las rapaces de un ecosistema mediterráneo de montaña. Aproximación a su estructura comunitaria*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid.
- 426) Veiga, J.P., J.C. Alonso y J.A. Alonso (1984) Sobre la población de águilas imperiales (*Aquila heliaca adalberti*) de la Sierra de Guadarrama. En: Alamy,



- O., A. de Juan, X. Parellada, J. Ramón y J. Tico. (Eds.) *Rapinyaires Mediterranis II*. Centre de Recerca i Protecció de Rapinyaires. Pp:54-59.
- 427) Ventura, J. (1988) *Contribución al conocimiento del género Arvicola Lacepede, 1799, en el nordeste de la Península Ibérica*. Tesis Doctoral. Universidad de Barcelona. 590 pp.
- 428) Ventura, J. (2002) *Arvicola sapidus* Miller, 1908. Rata de agua. En: Palomo, L.J. y J. Gisbert (Eds.) *Atlas de los Mamíferos Terrestres de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-SECEM-SECEMU. Madrid. Pp: 362-365
- 429) Ventura, J. (2004) Rata de agua – *Arvicola sapidus*. En: *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. En: L.M. Carrascal y A. Salvador (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
- 430) Ventura, J. y J. Gosálbez (1987) Reproductive biology of *Arvicola sapidus* (Rodentia, Arvicolidae) in the Ebro Delta (Spain). *Z. Säugetierkunde* 52: 364-371.
- 431) Ventura, J. y J. Gosálbez (1990a) Características de los pelajes y las mudas en *Arvicola sapidus* (Rodentia, Arvicolidae). *Doñana, Acta Vertebrata*, 17: 3-15.
- 432) Ventura, J. y J. Gosálbez (1990b) Reproductive cycle of *Arvicola terrestris* (Rodentia, Arvicolidae) in the Aran Valley, Spain. *Z. Säugetierkunde* 55: 383-391.
- 433) Ventura, J. y J. Gosálbez (1992) Criterios para la determinación de la edad relativa en *Arvicola terrestris monticola* (Rodentia, Arvicolidae). *Misc. Zool.* 16: 197-206.
- 434) Ventura, J. y M.A. Sans-Fuentes (1997) Geographic variation and divergence in nonmetric cranial traits of *Arvicola* (Mammalia, Rodentia) in southwestern Europe. *Z. Säugetierkunde* 62: 99-107.
- 435) Ventura, J., J. Gosálbez, y M.J. López-Fuster. (1989) Trophic Ecology of *Arvicola sapidus* Miller, 1908 (Rodentia, Arvicolidae) in the Ebro Delta (Spain). *Zool. Anz.* 223(5/6): 283-290.
- 436) Vericad, J.R., A. Escarre y E. Rodríguez (1976) Datos sobre la dieta de *Tyto alba* y *Bubo bubo* en Alicante (SE de Iberia). *Mediterránea* 1:47-59
- 437) Vidal, T. y M. Delibes (1987) Primeros datos sobre el visón americano (*Mustela vison*) en el suroeste de Galicia y noroeste de Portugal. *Ecología* 1: 145-152
- 438) Viitala, J., E. Korpimäki, P. Palokangas, P. y M. Koivula (1995) Attraction of kestrels to vole scent marks visible in ultraviolet Light. *Nature* 373: 425-427.
- 439) Villafuerte, R. (1994) *Riesgo de predación y estrategias defensivas del conejo, Oryctolagus cuniculus, en el Parque Nacional de Doñana*. Tesis Doctoral. Universidad de Córdoba.
- 440) Wang, Z. (1995) Species Differences in the Vasopressin-Immunoreactive Pathways in the Bed Nucleus of the Stria Terminalis and Medial Amygdaloid Nucleus in Prairie Voles (*Microtus ochrogaster*) and Meadow Voles (*Microtus pennsylvanicus*). *Behavioral Neuroscience* 109(2): 305-311
- 441) Werner, E.E. y B.R. Anholt (1993) Ecological consequences of the trade-off between growth and mortality rates mediated by foraging activity. *The American Naturalist* 142(2): 242-272.
- 442) White, G.C. y K.P. Burnham (1999) Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46 (suppl.): 120-139.
- 443) Wiens, J.A. (1997) Metapopulation Dynamics and Landscape Ecology. En: I. Hanski y M. E. Gilpin (Eds.) *Metapopulation Biology. Ecology, Genetics and Evolution*. Academic Press. USA. Pp: 43-62.
- 444) Willner, G.R., K.R. Dixon y J.A. Chapman (1983) Age determination and mortality of the nutria (*Myocastor coypus*) in Maryland, U.S.A. *Z. Säugetierkunde* 48: 19-34.
- 445) Willner, G.R., K.R. Dixon, J.A. Chapman y J.R. Stauffer (1980) A model for predicting age-specific body weights of nutria without age determination. *Journal of Applied Ecology* 7: 343-347.
- 446) Wolf, M. y G.O. Batzli (2002) Relationship of previous trap occupancy to capture of white-footed mice (*Peromyscus leucopus*). *Journal of Mammalogy* 83(3): 728-733.
- 447) Wolff, J.O. (1985) Behavior. En: R.H. Tamarin (Ed.) *Biology of New World Microtus*. Special publication no. 8. The American Society of Mammalogists. Pp: 340-372.
- 448) Wolff, J.O. (1993) Why are female small mammals territorial? *Oikos* 68: 364-370.
- 449) Wolff, J.O. y J.A. Peterson (1998) An offspring-defense hypothesis for territoriality in female mammals. *Ethology Ecology y Evolution* 10: 227-239.
- 450) Wolff, J.O. y W.Z. Lidicker (1980) Population ecology of the taiga vole, *Microtus xanthognathus*, in interior Alaska. *Can. J. Zool.* 58: 1.800-1.812.
- 451) Woodall, P.F. (1993) Dispersion and habitat preference of the Water vole (*Arvicola terrestris*) on the River Thames. *Z. Säugetierkunde* 58: 160-171.
- 452) Woodroffe, G.L. y J.H. Lawton (1990) The Impact of Feral Mink *Mustela vison* on Water Voles *Arvicola terrestris* in the North Yorkshire Moors National Park. *Biological Conservation* 51: 49-62.
- 453) Yakovleva, T.V., N.M. Bazhan y E.N. Makarova (1997) Effects of Food Deprivation in Early Pregnancy on the Development of Ovaries and Adrenals in Female Progeny of the Water Vole (*Arvicola terrestris*). *Comp. Biochem. Physiol.* 116(1): 103-109.
- 454) Ylönen, H. J. Sundell, R. Tiilikainen, J.A. Eccard y T. Horne (2003) Weasels' (*Mustela nivalis nivalis*) preference for olfactory cues of the vole (*Clethrionomys glareolus*). *Ecology* 84(6): 1447-1452
- 455) Zalba, S.M. y N.C. Cozzani (2004) The impact of feral horses on grassland bird communities in Argentina. *Animal Conservation* 7: 35-44.
- 456) Zamorano, E., L.J. Palomo, A. Antúnez y J.M. Vargas (1986) Criterios de predación selectiva de *Bubo bubo* y *Tyto alba* sobre *Rattus*. *Ardeola* 33 (1-2): 3-9.
- 457) Zar, J.H. (1999) *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall. New Jersey. 663 pp.
- 458) Zazo, C. y J.L. Goy (1994) Litoral español. En: Gutierrez, M. (Coord.) *Geomorfología de España*. Editorial Rueda. Madrid. 437-469.
- 459) Zejda, J. (1992) The weight growth of the water vole (*Arvicola terrestris*) under natural conditions. *Folia Zoologica* 41(3): 213-219.
- 460) Zimmerman, E.G. (1965) A comparison of habitat and food of two species of *Microtus*. *Journal of Mammalogy* 46(4): 605-612.
- 461) Zuk, M. y G.R. Kolluru (1998) Exploitation of Sexual Signals by Predators and Parasitoids. *The Quarterly Review of Biology* 73(4): 415-438.



- 462) Zullinger, E.M., R.F. Ricklefs, K.H. Redford y G.M. Mace (1984) Fitting sigmoidal equations to mammalian growth curves. *Journal of Mammalogy* 65(4): 607-636.
- 463) Zwicker, K. (1989) Home range and spatial organization of the beach vole, *Microtus breweri*. *Behav. Ecol. Sociobiol* 25: 161-170.
- 464) Zynel, C.A. y B.A. Wunder (2002) Limits to food intake by the Prairie Vole: effects of time of digestion. *Functional Ecology* 16: 58-66.

